АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ L

6

ИЮНЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1965 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Почетный президент Всесоюзного ботанического общества акад. *В. Н. Сукачев*, *Е. Г. Бобров*, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, действ. член ВАСХНИЛ *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *М. М. Ильин*, *Л. В. Кудряшев*, *М. В. Культиасов*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), чл.-корр. АН СССР *Е. М. Лавренко*, *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, чл.-корр. АН СССР *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, чл.-корр. АН АрмССР *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров* (зам. главного редактора), *А. И. Толмачев*, действ. член АН БССР *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *А. А. Юнатов*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

Honorary president of the Botanical Society of the U.S.S.R. acad. *V. N. Sukachev*, *E. G. Bobrov*, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *M. M. Iljin*, *L. V. Kudryashov*, *M. V. Kultiasov*, *V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *E. M. Lavrenko*, *D. V. Lebedev*, *G. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov* (Associate Editor), *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmachev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *A. A. Yunatov*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес Редакции: Ленинград, П-22, ул. Попова 2
Всесоюзное ботаническое общество. Редакция «Ботанического журнала»

Ботанический Главный сад
ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ БИБЛИОТЕКА
АН СССР

П-23250

УКАЗ
ПРЕЗИДИУМА ВЕРХОВНОГО СОВЕТА СССР

О ПРИСВОЕНИИ ЗВАНИЯ ГЕРОЯ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОГО ТРУДА АКАДЕМИКУ СУКАЧЕВУ В. Н.

За выдающиеся заслуги в развитии биологической науки и в связи с восьмидесятипятилетием со дня рождения присвоить академику **Сукачеву** Владимиру Николаевичу звание **Героя Социалистического Труда** с вручением ему ордена **Ленина** и золотой медали **„Серп и Молот“**.

Председатель Президиума Верховного Совета СССР ***А. Микоян.***

Секретарь Президиума Верховного Совета СССР ***М. Георгадзе.***

Москва, Кремль, 8 июня 1965 г.

Почетному президенту
члену-учредителю Всесоюзного ботанического общества
академику
Владимиру Николаевичу Сукачеву

Дорогой и глубокоуважаемый Владимир Николаевич!

Совет Всесоюзного ботанического общества, Ученый совет Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и редакция «Ботанического журнала» поздравляют Вас с Вашим славным 85-летием и присвоением Вам высокого звания Героя Социалистического Труда.

Шестьдесят пять лет Вашей жизни посвящено неустанной творческой работе и кипучей организационной деятельности, которая с неменьшей активностью и энергией продолжается и сейчас. Вся Ваша жизнь — это подлинный научный и трудовой подвиг.

Рано началась Ваша научная работа. И с первых же ее шагов Вы настойчиво и упорно, с присущим Вам талантом, раздвигали границы наших знаний о растительном мире.

Еще в самом начале нашего века Вы заложили основы новой науки о растительных сообществах и являетесь признанным главой советской геоботанической школы.

Многие из Ваших фитоценологических работ имеют общебиологическое значение, например Ваши замечательные экспериментальные исследования внутривидовой борьбы за существование.

Помимо Ваших классических работ по общим вопросам науки о растительных сообществах, Вы очень много сделали в разных частных разделах геоботаники.

Вы являетесь выдающимся лесоведом нашей страны. Лес — излюбленный объект Ваших исследований. Вы лично исследовали леса в разных районах европейской части СССР и в Сибири. Вы разработали основные принципы типологии лесов в связи с их условиями существования, а также методы изучения лесных сообществ.

Вы заложили в нашей стране подлинные основы научного изучения болот и отлагающегося в них торфа. Ваши исследования болот далеко выходят за рамки фитоценологии и принадлежат к числу важнейших достижений отечественной четвертичной геологии. Ваши труды, посвященные изучению торфяных болот, явились началом огромной работы по всестороннему исследованию торфяных залежей целой армией болотоведов, которые по существу являются или Вашими учениками, или последователями в изучении этого важного природного ресурса, которым так богата наша страна.

Нельзя здесь не упомянуть, что Ваша прекрасная книга «Болота, их образование, развитие и свойства» привлекла внимание и была высоко оценена великим В. И. Лениным.

Вы занимались также изучением лугов и степей нашей страны. Особенно интересны Ваши стационарные исследования луговой растительности.

Велик Ваш вклад в отечественную дендрологию, в познание систематики и географии наших древесных пород. Особенно большое значение имеют Ваши работы по изучению берез и ив нашей страны. В изучении их Вы широко применяете экспериментальные методы.

Начав с изучения стратиграфии и истории развития торфяных болот палеоботаническими методами, Вы скоро расширили свои палеоботанические исследования, приступив к изучению плейстоценовых отложений европейской части СССР и Сибири. Особенно большое значение имеют Ваши работы по изучению межледниковых ископаемых флор; эти исследования Вы продолжаете с неутомимой энергией и в настоящее время.

Вы являетесь одним из наиболее крупных палеоботаников, изучающих отложения антропогена, пионером этих исследований в нашей стране.

Изучение растительного покрова в связи с условиями среды привело Вас к разработке учения о биогеоценозе. Вы заложили основы новой науки — биогеоценологии, изучающей то сложное целое, куда входят не только растительное сообщество и связанное с ним животное население, но и почва, и подпочва, атмосфера, почвенно-грунтовые воды, и пр. На первый план Вы выдвинули весьма прогрессивную идею изучения сложных процессов аккумуляции, циркуляции и трансформации материи и энергии в биогеоценозах и в биогеоценотическом покрове или фитогеосфере Земли в целом.

Своими работами в этой области Вы не только обеспечили развитие биогеоценологии в нашей стране, но и существенным образом повлияли на развитие и распространение биогеоценотических идей за рубежом.

Вы являетесь замечательным организатором и вдохновителем больших коллективов исследователей. Работая в высших учебных заведениях (университетах, лесных институтах на посту заведующего кафедрами ботаники или геоботаники), Вы подготовили очень большое число учеников, которые трудятся в самых различных уголках нашей страны. Вы создали большие научно-исследовательские центры — Институт леса АН СССР (ныне работающий в Красноярске), Лабораторию лесоведения АН СССР (Московская обл.), изучающие с биогеоценотических позиций лес — важнейший природный ресурс нашей страны.

В день Вашего 85-летия нельзя не упомянуть о той огромной роли, которую Вы сыграли в борьбе с догматизмом в биологии, так пагубно сказавшемся на развитии биологических наук в нашей стране в последние десятилетия. Особенно важна в этом отношении Ваша деятельность на посту редактора двух журналов — «Ботанического журнала» и «Бюллетеня Московского общества испытателей природы. Отдел биологический».

На протяжении всей своей жизни Вы были нетерпимы к проявлениям догматизма и невежества в решении научных вопросов. Вы всегда последовательно и принципиально отстаиваете научную истину и боретесь против необоснованных спекуляций в науке, подчеркивая, что дискуссион-

ные вопросы современной биологии могут быть решены только на основе строго обоснованных научных данных.

За свою долгую жизнь ученого-новатора, в непрестанном преодолении трудностей и неожиданных препятствий, Вы сохранили глубокую веру в силу человеческого разума, безграничный оптимизм, неподдельную искренность и большую человечность в своих отношениях с окружающими.

Наряду с многогранной научной деятельностью Вы, начиная со студенческих лет, много внимания и сил посвятили общественной работе.

Вы, как патриот своей страны, продолжали в этом отношении лучшие традиции крупных отечественных ученых.

Ваша изумительная скромность, готовность помочь каждому своими знаниями и опытом, прямота в сочетании с удивительным тактом и уважением к людям вне зависимости от их ранга и положения всегда являлись обаятельными чертами Вашего характера. Редко можно встретить человека с таким добрым и открытым сердцем, как Вы.

Ваша внимательность и предупредительность в отношениях к людям снискали Вам заслуженную любовь и уважение со стороны самых широких слоев ученых. Используя в научном споре всю глубину и силу своей мысли и железной логики, Вы никогда не нарушаете принципов и норм научной этики и с уважением и вниманием относитесь к своим оппонентам. Велика армия Ваших учеников и последователей, научное развитие которых протекает под непосредственным влиянием Ваших идей, блестящих Ваших работ и Вашего обаяния как человека.

В свои 85 лет Вы продолжаете неутомимую и разностороннюю деятельность на благо нашей социалистической родины, сохранив всю оригинальность и свежесть ума и характера.

Дорогой Владимир Николаевич, поздравляя Вас со славной датой — Вашим 85-летием, а также с присуждением Вам почетного звания Героя Социалистического Труда, мы желаем Вам многих, многих лет жизни и творческой работы на благо развития советской науки и процветания нашей Родины.

Совет Всесоюзного ботанического общества.
Редакция «Ботанического журнала».
Ученый совет Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

УДК 581.526.533

Б. Н. Норин

О СИНУЗИАЛЬНОМ СЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ЛЕСОТУНДРЫ

С 5 рисунками

(Получено 11 V 1964)

При изучении растительного покрова лесотундры мы встретились с большими трудностями в выделении однородных участков растительности, в выделении тех единиц, которые называются сообществами, фитоценозами. Растительному покрову лесотундры и тундры свойственна очень большая неоднородность, «пестротность» — мозаичность и микрокомплексность (Городков, 1935, 1949; Тихомиров, 1956; Александрова, 1962; Норин, 1962, 1964; Петровский, 1962; Мирняев, 1963, и др.). В редколесьях и тундрах наблюдается очень быстрая пространственная смена группировок как лишайниково-мохового яруса, так и травяно-кустарничкового. На протяжении нескольких метров может смениться ряд резко различных по экологии группировок мхов, например *Sphagnum robustum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum strictum*. Эти смены группировок лишайниково-мохового яруса могут или сопровождаться такими же резкими сменами группировок травяно-кустарничкового яруса, или же происходить при его однотипности по составу и структуре. Может быть и наоборот: смена различных кустарничковых группировок происходит при однородности мохового покрова (последнее обычно свойственно наиболее влажным местообитаниям со слабым развитием нанорельефа). Эти смены относительно независимы от верхних ярусов: однотипные группировки лишайниково-мохового или травяно-кустарничкового ярусов могут существовать в различных типах редколесий и тундр; смены группировок нижних ярусов могут происходить при однородности кустарникового (в тундрах) или древесного (в редколесьях) ярусов. При такой структуре ярусов и относительной их самостоятельности невозможно выделить гомогенные во всех ярусах растительные группировки типа сообщества. Наши наблюдения (Норин и Рахманина, 1963) показали, что выделяемые относительно однородные по общей структуре и составу «фитоценозы» имеют внутри себя такое различие экологических условий по микрообитаниям, которое перекрывает амплитуду экологических условий внутри других «фитоценозов». Это говорит о том, что внутри выделяемых таким образом «сообществ» нет того, что должно быть для них характерно, — однородности «характера взаимодействия между растениями и между ними и средой» (Сукачев, 1957 : 15), а значит, и о том, что понимание и определение фитоценоза, выработавшееся на основании изучения растительности лесной и степной зон, нужно в какой-то мере пересмотреть и конкретизировать при исследовании растительного покрова Крайнего Севера. Это прежде всего необходимо для разработки принципов классификации растительных группировок, так как естественно, что без знания объема и границ сообществ как основных единиц растительного покрова невозможно установить основную единицу классификации растительности — ассоциацию. Возможно, ко-

нечно, делать так, как поступали исследователи лесотундры и тундры до настоящего времени — выделять части растительного покрова, однородные по своим микрокомплексам, т. е. принимать за фитоценозы участки с закономерным чередованием определенных микрогруппировок растений, хотя и резко различных по своей экологии. Такие участки однородны внутри себя по общему ходу физико-географических процессов: развиваются в определенных условиях мезорельефа, имеют однотипный микро- и нанорельеф, обладают однообразием общих условий увлажнения, общих температурных условий и т. д. Но амплитуда значений прямодействующих факторов среды в разных частях таких участков очень большая и в значительной мере перекрывается амплитудой факторов среды на участках другого типа. Поэтому растительные микрогруппировки участков одного типа повторяются на участках другого типа, а на каждом участке экологическое различие группировок очень значительно. Такие участки растительного покрова нельзя считать фитоценозами в установившемся значении этого понятия, это образования другого порядка.

Невольно встает вопрос, а существуют ли вообще фитоценозы в обычном понимании в растительном покрове лесотундры? Если взглянуть на растительность более широко, сравнить структуру растительного покрова лесной зоны и лесотундры, то можно увидеть, что при движении к северу уменьшаются не только размеры растений, но и размеры растительных группировок. При этом сжимание растительных группировок, особенно нижних ярусов (лишайниково-мохового и травяно-кустарничкового), в горизонтальном направлении значительно большее, чем уменьшение размеров растений. Можно наблюдать, что, например, группировки лишайниково-мохового яруса, характерные в средней или северной тайге для лесных сообществ разных типов, сжимаются в лесотундре настолько, что умещаются в радиусе влияния одного дерева или внутри одной куртины карликовой березки. Образуется микрокомплексный покров в нижних ярусах при однотипности верхних.

Как же подходить к определению объема и границ основной структурной единицы растительного покрова в лесотундре? Какова будет эта единица по содержанию?

Для разрешения данного вопроса мы занялись детальным изучением структуры растительного покрова лесотундры. Настоящее сообщение посвящено первому этапу такого изучения — исследованию микрогруппировок растительности.

Методика изучения была принята следующая. На однородном по микрокомплексности участке закладывался профиль длиной 25—50 м, поперек которого через 5—15 м протягивались учетные 10-метровые трансекты. На этих трансектах производились промеры нанорельефа, отмечались границы растительных микрогруппировок раздельно по травяно-кустарничковому и лишайниково-моховому ярусам (так как границы эти по разным ярусам не совпадают) и учитывалось проективное покрытие всех видов. Учет проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса производился с помощью рамки 20×50 см, разделенной на 10 квадратов, а лишайниково-мохового — с помощью рамки 10×25 см, также разделенной на 10 квадратов. Для кустарникового яруса отмечалось по комбинированной 5-бальной шкале обилие — покрытие. Для всего участка делалось описание обычного типа. Обработка данных учетных площадок производилась по методу Чекановского (Matuszkiewicz i Polakowska, 1955; Motyka, 1947 и др.; Ružička, 1958 и др.; Ярошенко, 1961; Макаревич, 1964 г.) с некоторыми изменениями — в формулу Жаккара для вычисления коэффициента общности вставлялось не просто присутствие—отсутствие видов, а их проективное покрытие.[1] Коэффициенты общности сводились в диаграммы, на которых по скоплениям высоких значений этого коэффициента выделялись группы описаний площадок с большой степенью общности. Из-за очень большого количества описаний нами включена в обработку лишь часть их.

Ввиду того что группировки разных ярусов имеют значительную самостоятельность и границы их не совпадают, обработка описаний площадок производилась как

[1] При обработке описаний мы исключили площадки, на которых покрытие было меньше некоторого определенного предела, считая, что при этом нарушаются естественные соотношения между видами, ввиду ослабления или даже отсутствия их взаимоотношений. Таким низшим пределом условно (до более точного определения этой величины) мы приняли для травяно-кустарничкового яруса 15% проективного покрытия, а для мохово-лишайникового — 30%.

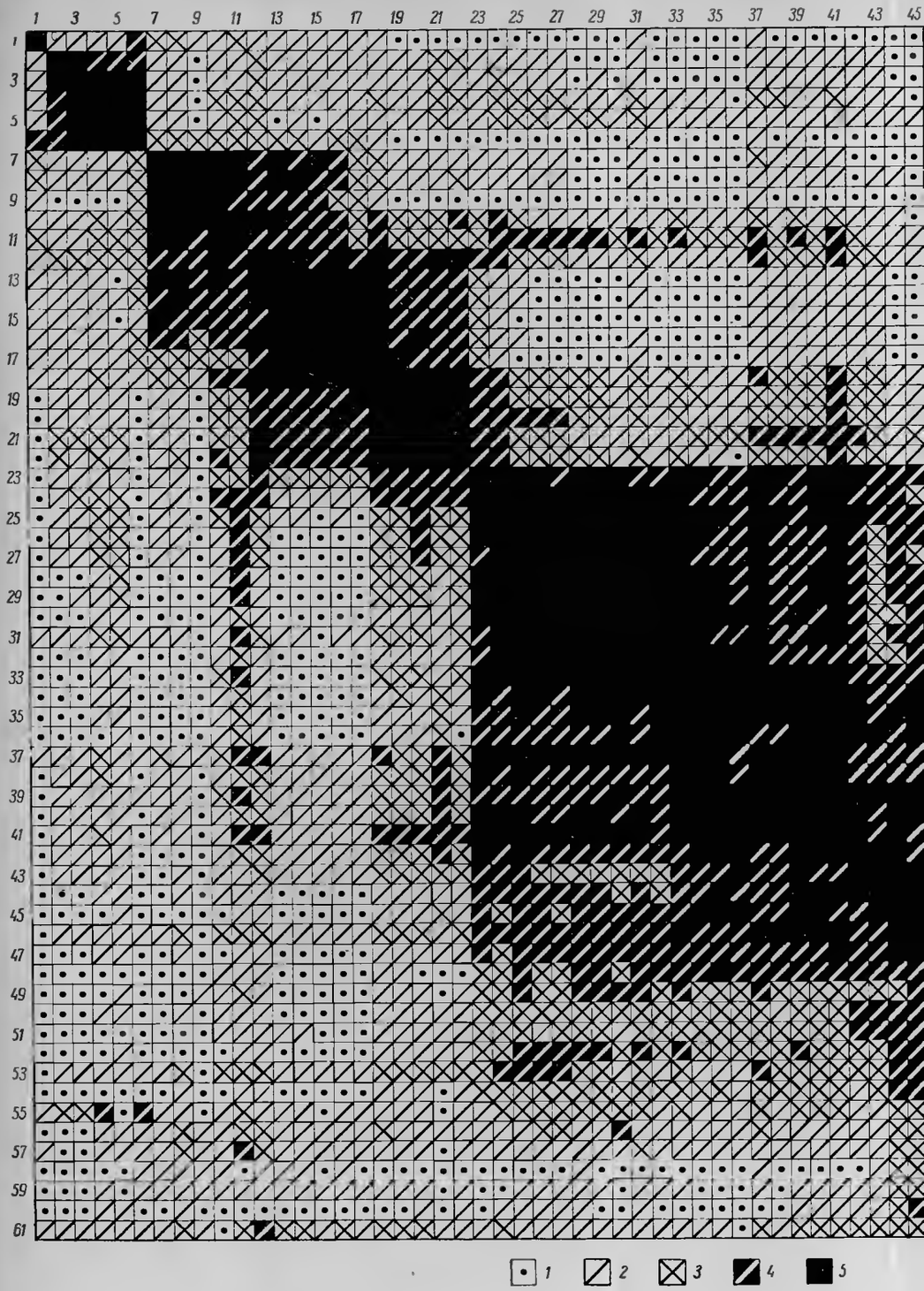


Рис. 1. Диаграмма общности микрогруппировок травяно-кустарнич

Коэффициенты общности: *1* — от 1 до 9%, *2* — от 10 до 19%, *3* — от 20 до 29%, *4* — от 30 до 49%, *5* — от 50 до

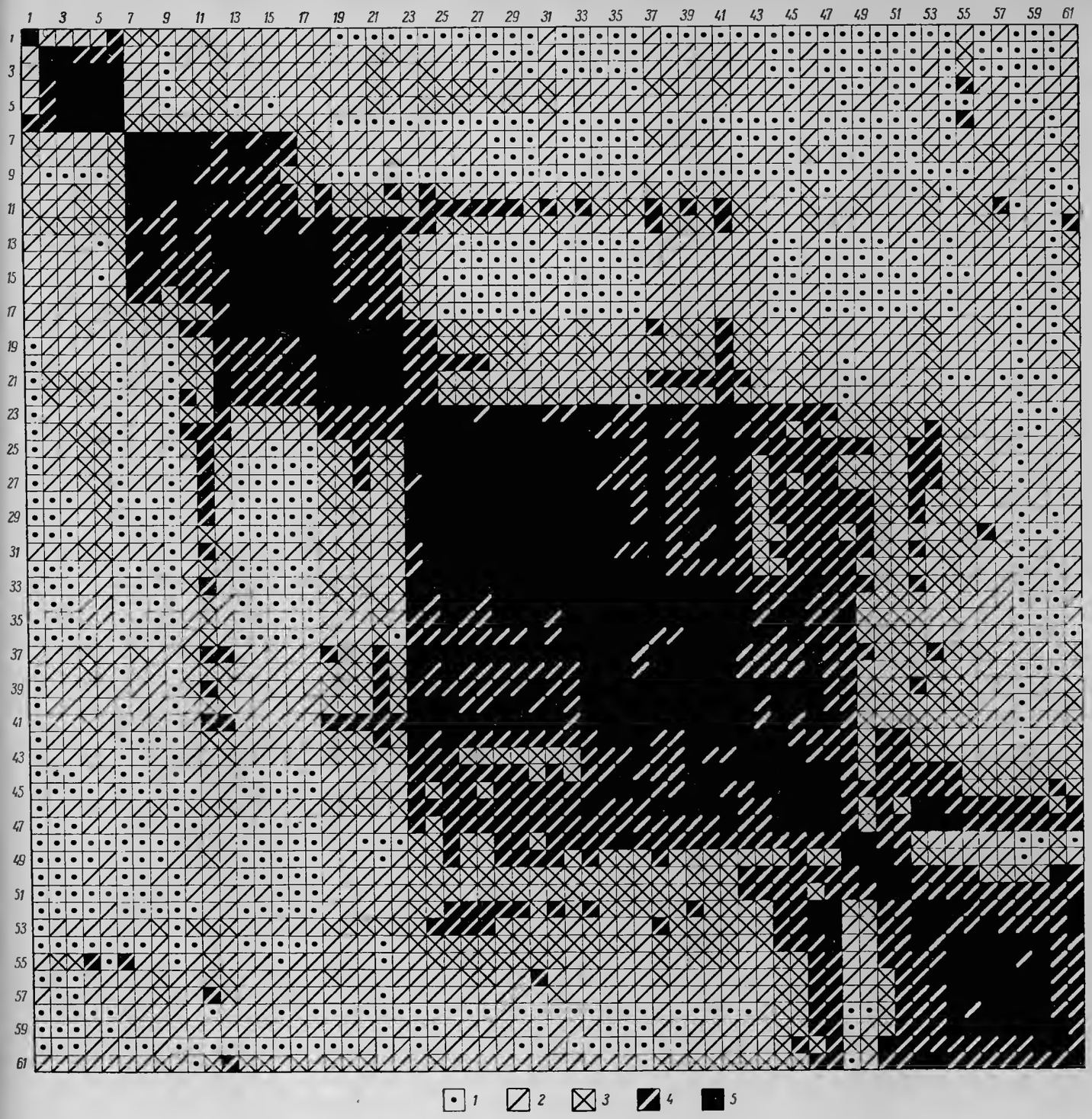
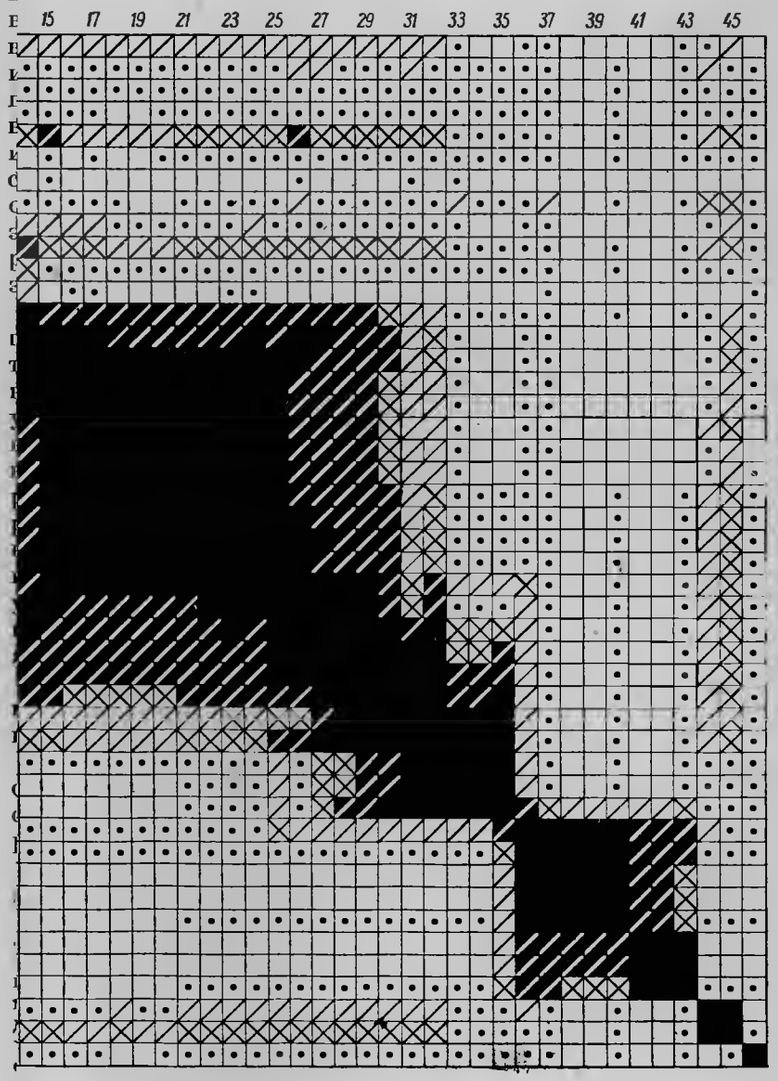


Рис. 1. Диаграмма общности микрогруппировок травяно-кустарничкового яруса.

Коэффициенты общности: *1* — от 1 до 9%, *2* — от 10 до 19%, *3* — от 20 до 29%, *4* — от 30 до 49%, *5* — от 50 до 100%. 1—61 — номера учетных площадок.



микрогруппировок лишайниково-мохового яруса соответствующих синузии Vaccinium myrtillus.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

раздельно по каждому ярусу, так и совместно по лишайниково-моховому и травяно-кустарничковому. Таким путем мы попытались выяснить, существуют ли закономерные одноярусные группировки, или же закономерность существует лишь при их многоярусном сложении? Если наличие одноярусных группировок закономерно, то какова взаимосвязь группировок разных ярусов?

Обработка описаний площадок травяно-кустарничкового яруса (табл. 1, рис. 1) показывает, что выделяется ряд группировок этого яруса, а именно группировки с доминированием *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex globularis*, *Vaccinium myrtillus*, *Rubus chamaemorus*. Четко выделяются группировки Vaccinium uliginosum, Vaccinium myrtillus и Rubus chamaemorus, менее отчетливо разделяются группировка Vaccinium vitis-idaea и группировка Carex globularis. Все эти микрогруппировки травяно-кустарничкового яруса монодоминантны, но это, конечно, не означает, что они одновидовые — в них входят в качестве компонентов многие виды, в том числе и те, которые при других условиях среды доминируют и образуют особые микрогруппировки.[1] Полидоминантность, как это можно видеть при сопоставлении таблиц и диаграмм, характерна лишь для переходных группировок.

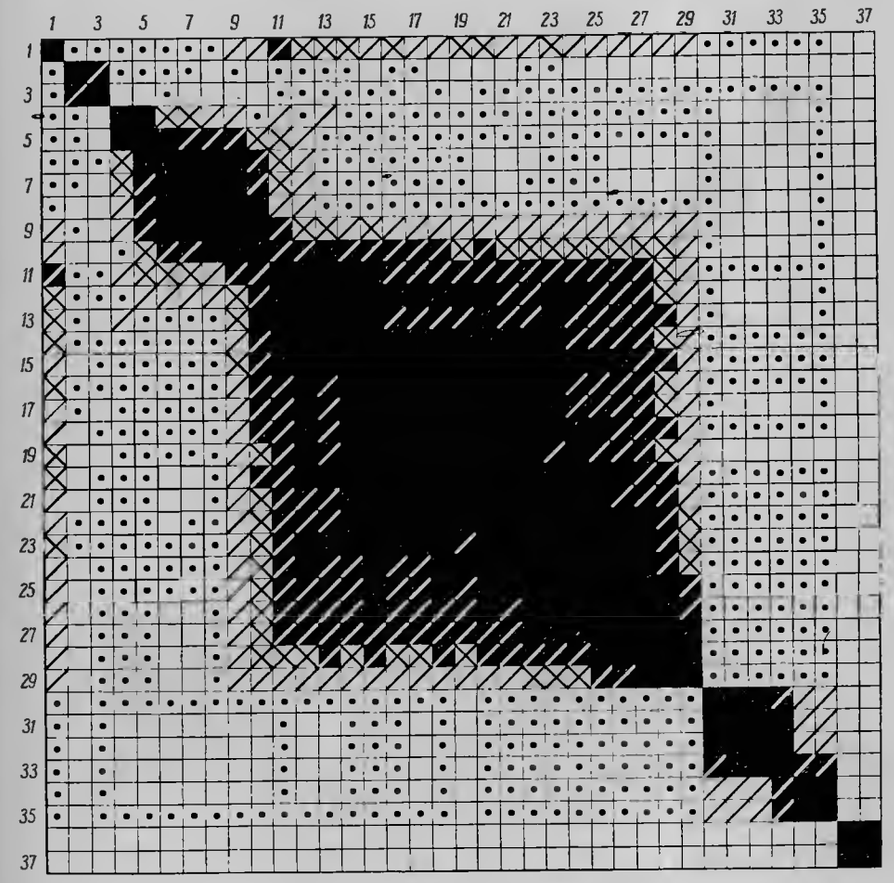


Рис. 2. Диаграмма общности микрогруппировок лишайниково-мохового яруса соответствующих синузии Carex globularis.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

[1] Все одноярусные группировки называются нами по доминирующему виду независимо от степени участия и от количества других видов в этих группировках.

Далее мы попытались установить, существует ли тесная связь между группировками разных ярусов (травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового). Для этой цели были взяты все описания площадок лишайниково-мохового яруса, соответствующие группировкам Carex globularis (табл. 2, рис. 2), Vaccinium myrtillus (табл. 3, рис. 3) и Rubus chamaemorus (табл. 4, рис. 4). Составленные по коэффициентам общности диаграммы (рис. 2, 3, 4) показывают, что каждой микрогруппировке травяно-кустарничкового яруса соответствуют самые различные, притом резко отличающиеся друг от друга по их экологии микрогруппировки лишайниково-мохового покрова. В то же время набор их в основном совпадает, это микро-

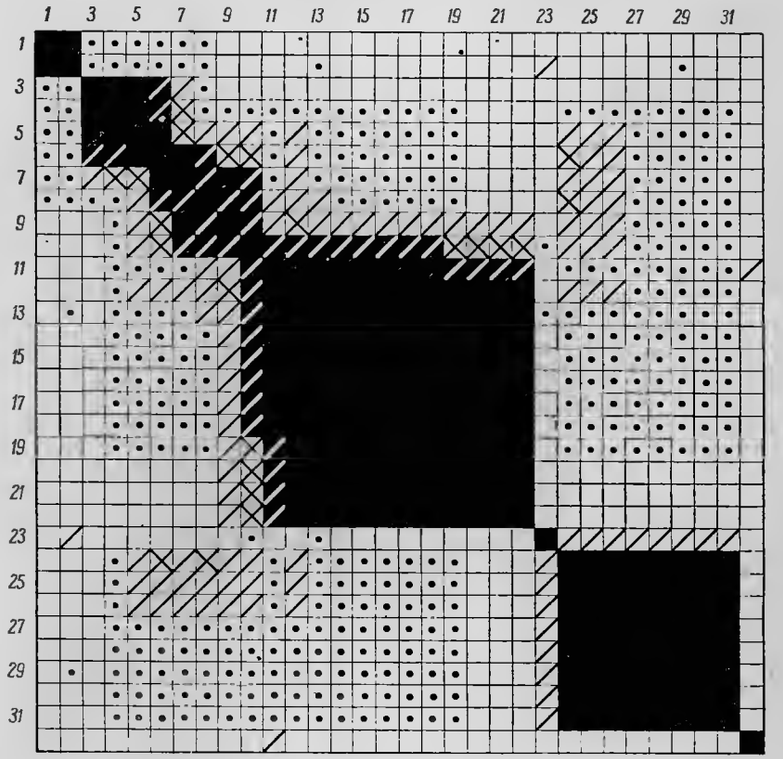


Рис. 4. Диаграмма общности микрогруппировок лишайниково-мохового яруса соответствующих синузии Rubus chamaemorus.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

группировки Cladonia sylvatica, Polytrichum strictum, Pleurozium schreberi, Polytrichum commune, Sphagnum robustum и др. В диаграммах, составленных по методу Чекановского, они не всегда четко выделяются из-за того, что иногда в обработку попадает небольшое число их описаний. Это относится к тем видам, которые могут образовывать группировки переходного типа с другими видами. Так, при малом количестве площадок трудно отделить в травяно-кустарничковом ярусе группы описаний с доминированием *Vaccinium vitis-idaea* от описаний с преобладанием *Carex globularis*. В лишайниково-моховом ярусе при малом количестве описаний не всегда разделяются группировки Cladonia sylvatica и Polytrichum strictum, Pleurozium schreberi и Polytrichum commune (табл. 2, рис. 2).

Из приведенного материала видно, что каждая из микрогруппировок травяно-кустарничкового яруса может образовать сочетания с широким кругом микрогруппировок лишайниково-мохового яруса. То же самое можно видеть и по данным табл. 5. Это говорит о том, что растения каждого яруса образуют вполне закономерные объединения (группировки),

ТАБЛИЦА 1

Проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса на учетных площадках (№№ 1—61)

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Arctous alpina [1]	23	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum	5	30	15	13	14	16	—	—	—	—	2	—	1	1	—	1	3	1	—	—	—
V. vitis-idaea	8	2	1	2	1	7	17	14	15	10	13	9	15	13	18	9	9	5	2	1	1
Carex globularis	2	8	6	4	3	2	7	5	1	6	4	10	17	18	23	20	32	21	26	16	14
Deschampsia flexuosa	—	1	1	1	1	—	—	—	—	3	2	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Vaccinium myrtillus	—	1	—	2	3	—	—	—	—	2	7	3	—	—	—	—	—	5	6	4	3
Equisetum silvaticum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
Rubus chamaemorus	—	—	—	—	—	1	1	3	—	—	—	1	1	1	1	2	1	—	—	1	—
Chamaepericlymenum suecicum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Linnaea borealis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Trientalis europaea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ertophorum vaginatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus microcarpus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Solidago virgaurea	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus arcticus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Empertum nigrum	12	5	10	7	3	5	12	3	1	—	13	—	14	8	20	16	17	7	13	5	7

[1] В табл. 1—6 и в тексте статьи виды приняты в объеме, соответствующем «Флоре СССР» и «Определителю листостебельных мхов Арктики» (1961 г.).

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41
Arctous alpina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1
V. vitis-idaea	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	4	2	3	1	2
Carex globularis	14	12	7	4	3	3	2	2	1	2	1	2	2	2	1	4	5	4	6	7
Deschampsia flexuosa	—	1	2	1	1	1	1	1	1	1	7	3	4	4	5	1	1	2	1	1
Vaccinium myrtillus	3	17	11	13	11	11	14	14	13	13	14	19	21	25	32	18	22	25	23	21
Equisetum silvaticum	1	—	1	2	1	1	1	1	—	1	1	1	1	1	—	—	—	1	1	1
Rubus chamaemorus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—
Chamaepericlymenum suecicum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Linnaea borealis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Trientalis europaea	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus microcarpus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Solidago virgaurea	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	—	—	—
Rubus arcticus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—
Empetrum nigrum	4	18	12	12	3	2	6	8	11	8	5	6	8	5	11	11	5	2	1	16

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
Arctous alpina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	3	—	—	—	1
V. vitis-idaea	1	1	—	1	4	1	2	5	—	—	1	3	2	5	5	9	4	5	1	6
Carex globularis	10	10	5	2	6	2	1	1	4	8	2	5	2	2	3	1	2	2	3	7
Deschampsia flexuosa	4	3	1	1	1	1	5	1	5	5	1	1	—	—	—	—	—	—	1	1
Vaccinium myrtillus	25	37	27	28	20	20	23	13	10	15	13	6	12	10	5	7	—	2	1	4
Equisetum silvaticum	5	6	5	8	2	2	23	30	19	23	3	3	1	1	1	1	3	2	16	1
Rubus chamaemorus	—	4	11	10	13	18	—	—	13	30	19	16	35	25	29	27	32	28	22	15
Chamaepericlymenum suecicum	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	9	—	1	—	—	—	—	1	1	8
Linnaea borealis	5	1	—	—	—	1	—	—	2	2	1	—	1	—	—	—	—	1	1	3
Trientalis europaea	3	2	1	—	—	—	—	—	1	4	1	—	—	—	—	—	—	3	1	1
Eriophorum vaginatum	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
Oxycoccus microcarpus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—		—	—	—
Solidago virgaurea	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Rubus arcticus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—
Empetrum nigrum	3	1	—	—	2	1	1	5	—	—	1	1	5	—	—	5	—	1	—	1

ТАБЛИЦА 2

Проективное покрытие видов лишайниково-мохового яруса на учетных площадках с синузией Carex globularis (площадки 17—21 табл. 1)

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Cladonia sylvatica	1	1	—	30	50	20	20	—	10	—	10	1	—	1	—	1	1	—
C. rangiferina	—	—	—	—	10	10	10	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—
C. elongata	1	1	—	—	—	—	5	—	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—
C. alpestris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—
C. gracilis	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. deformis	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pleurota	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera scabrosa	60	—	10	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	1	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	90	40	—	—	5	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	1	—	—	10	40	60	70	70	60	60	25	20	10	10	10	5	5	5
Pleurozium schreberi	30	—	—	1	1	—	—	1	20	40	50	60	40	80	70	90	90	80
Polytrichum commune	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	1	10	1	—	10
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
Cladonia sylvatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. rangiferina	5	—	—	—	1	10	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. elongata	—	—	—	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. alpestris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. gracilis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. deformis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pleurota	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera scabrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	10	—	—
Pleurozium schreberi	80	60	90	80	60	60	60	50	50	40	20	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum commune	—	1	5	20	25	20	40	40	50	60	80	1	1	1	1	5	5	—	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	5	20	—	—	—
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	30	50	60	—	—
S. girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	80	90	60	20	20	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	100

ТАБЛИЦА 3

Проективное покрытие видов лишайниково-мохового яруса на учетных площадках с синузией Vaccinium myrtillus (площадки 23—43 табл. 1) [1]

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Nephroma arcticum	—	70	70	80	—	10	—	—	—	—	—	—	10	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia bellidiflora	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
C. elongata	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
C. rangiferina	—	1	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
C. sylvatica	—	—	—	1	—	1	10	20	40	30	20	—	1	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	—	60	80	90	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	—	—	10	10	—	—	—	5	5	20	60	100	40	20	—	5	5	—	—	—	—	—	1
Hylocomium splendens	80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	20	10	—	—	30	—	—	—	10	30	10	—	50	50	60	90	90	90	90	100	90	90	90
Polytrichum commune	—	5	1	5	5	1	—	10	—	5	1	—	1	—	—	—	1	—	—	—	5	5	10
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kiaeria glacialis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

[1] Из 103 площадок лишайниково-мохового яруса соответствующих синузии Vaccinium myrtillus взято каждое третье описание в группировках Pleurozium schreberi и Polytrichum commune и каждое второе в остальных группировках.

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Виды	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Nephroma arcticum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia bellidiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. elongata	—	1	—	—	—	—	1	1	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
C. rangiferina	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. sylvatica	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Hylocomium splendens	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	80	80	50	50	50	50	40	20	30	1	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	10	20	—
Polytrichum commune	5	20	10	30	40	50	60	60	70	90	70	60	20	10	—	—	1	—	—	10	10	5	1
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	40	20	—
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	70	80	100	100	100	50	50	40	—	—	—
S. girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	40	50	50	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	90
Kiaeria glacialis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 4

Проективное покрытие видов лишайниково-мохового яруса на учетных площадках с синузией Rubus chamaemorus (площадки 54—61 табл. 1)

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Cladonia rangiferina	30	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. elongata	20	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	—	20	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	10	—	—	—
Dicranum sp	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Pleurozium schreberi	10	10	90	70	70	40	20	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum commune	—	—	—	10	20	40	70	50	80	60	10	20	5	10	10	10
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	5	5	10	—	—	—
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	20	40	60	70	70	90	90	90
S. amblyphyllum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. lindbergii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Виды	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Cladonia rangiferina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. elongata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum strictum	—	—	—	—	—	—	80	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichum commune	10	5	1	—	—	—	—	30	20	20	10	10	10	10	10	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum robustum	90	90	100	100	100	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. amblyphyllum	—	—	—	—	—	—	20	70	80	80	90	90	90	90	90	—
S. lindbergii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20

ТАБЛИЦА 5

Взаимосвязь синузий лишайниково-мохового и травяно-кустарничкового ярусов

Синузии лишайниково-мохового яруса	1	2	3	4	5 *	6	7	8	9	10 *	11	12 *	13 *	14	15 *	16	17	18	19	20	21
Nephroma arcticum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera scabrosa	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Cladonia sylvatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
Polytrichum strictum	+	+	+	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+	+	+	+	+	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	+	—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	—	+	+	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+	+	+	+	—
Polytrichum commune	—	—	+	—	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
S. amblyphyllum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
S. lindbergii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Синузии травяно-кустарничкового яруса		Vaccinium uliginosum.					Vaccinium vitis-idaea.					Переходная Vaccinium vitis-idaea—Carex globularis.					Carex globularis.				

* На площадках, помеченных звездочками, учеты проективного покрытия видов лишайниково-мохового яруса не производились.

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Синузии лишайниково-мохового яруса	22	23	24 *	25	26	27	28	29	30	31	32 *	33 *	34	35	36 *	37 *	38 *	39 *	40	41
Nephroma arcticum	—	+	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Peltigera scabrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia sylvatica	+	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
Polytrichum strictum	+	—	—	—	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+
Polytrichum commune	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	+	—	—	—	—	+	+
Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
S. amblyphyllum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. lindbergii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—
Синузии травяно-кустарничкового яруса	Carex globularis.	Vaccinium myrtillus.																		

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Синузии лишайниково-мохового яруса	42 *	43	44 *	45	46	47 *	48 *	49	50 *	51 *	52	53 *	54	55	56 *	57	58	59 *	60	61
Nephroma arcticum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Peltigera scabrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia sylvatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Polytrichum strictum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Pleurozium schreberi	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—	
Polytrichum commune	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	
Sphagnum robustum	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	
S. amblyphyllum	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—	
S. girgensohnii	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. lindbergii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
Печеночные мхи	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Синузии травяно-кустарничкового яруса	Vaccinium myrtillus.	Переходная Vaccinium myrtillus—Rubus chamaemorus.											Rubus chamaemorus.							

которые могут быть классифицированы, и что тесной связи между группировками разных ярусов нет, они в значительной степени самостоятельны, независимы друг от друга.

Для обработки описаний двухъярусных группировок мы взяли по 5 площадок из группировок Carex globularis и Vaccinium myrtillus и все соответствующие им площадки лишайниково-мохового яруса. Эта обработка (табл. 6, рис. 5) показывает, что двухъярусные группировки также

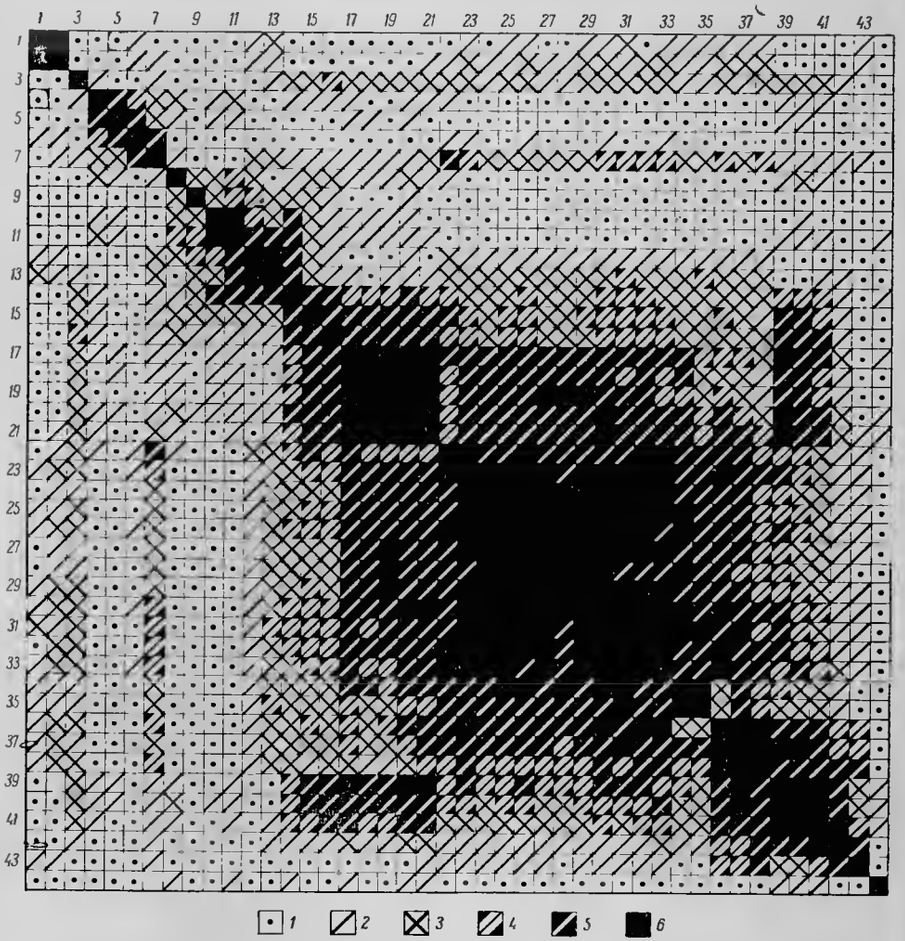


Рис. 5. Диаграмма общности двухъярусных микрогруппировок (с синузиями Carex globularis и Vaccinium myrtillus).

Коэффициенты общности: *1* — от 1 до 9%, *2* — от 10 до 19%, *3* — от 20 до 29%, *4* — от 30 до 39%, *5* — от 40 до 59%, *6* — от 60 до 100%.

закономерны, но той цельности и монолитности, какая наблюдалась у одноярусных группировок, здесь нет. В обработанных нами двухъярусных группировках отчетливо выступает тенденция к разделению их на два ряда по травяно-кустарничковому покрову — ряд *Carex globularis* и ряд *Vaccinium myrtillus*. Например, общая группа Pleurozium schreberi — «кустарнички» делится на две подгруппы: Pleurozium schreberi—Carex globularis и Pleurozium schreberi—Vaccinium myrtillus.

Наименьшая структурная единица растительного покрова называется синузией.[1] Понимание синузии в геоботанике различно, иногда эта еди-

[1] Видовые популяции и консорции отражают другие аспекты структуры растительного покрова, и поэтому мы их не касаемся. Кроме того, «. . . видовые популя-

ТАБЛИЦА 6

Проективное покрытие видов на площадках с синузиями Carex globularis и Vaccinium myrtillus[1] и на соответствующих им площадках лишайниково-мохового яруса

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Травяно-кустарничковый ярус																						
Empetrum nigrum	10	1	20	1	1	1	—	1	—	1	10	1	5	—	20	—	10	30	20	10	10	10
Vaccinium uliginosum	—	—	1	1	1	—	—	1	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
V. vitis-idaea	—	1	10	1	5	1	—	1	5	10	5	1	—	1	—	1	5	10	1	5	5	1
Carex globularis	1	1	10	30	40	1	1	30	10	30	30	1	—	20	20	20	20	20	20	20	20	5
Deschampsia flexuosa	1	1	—	5	—	5	1	5	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium myrtillus	30	20	5	5	—	10	20	5	1	—	5	20	30	10	—	—	1	—	1	—	10	20
Equisetum silvaticum	—	5	—	—	—	5	1	—	—	—	—	5	1	—	—	1	1	1	1	1	—	1
Rubus chamaemorus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—
Лишайниково-моховой ярус																						
Nephroma arcticum	70	70	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia sylvatica	—	—	—	—	—	1	10	30	50	5	—	20	1	—	10	—	—	—	—	—	—	10
C. rangiferina	—	1	—	—	—	—	—	—	10	5	—	—	—	—	—	1	—	5	—	—	—	—
C. elongata	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. gracilis	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. deformis	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pleurota	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. uncialis	—	—	—	—	1	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera scabrosa	—	—	60	10	90	80	60	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	40	—	—	—	10	40	70	70	70	60	60	25	10	—	80	5	70	80	10
Polytrichum strictum	10	—	1	—	—	—	30	1	—	—	1	10	20	40	50	40	60	—	90	10	80	50
Pleurozium schreberi	—	10	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	1	—	—	—	—	—
Polytrichum commune	—	5	1	—	—	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kiaeria glacialis	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

[1] Взято по 5 площадок каждой синузии травяно-кустарничкового яруса.

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Виды	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Травяно-кустарничковый ярус																						
Empetrum nigrum	10	10	5	10	10	10	10	10	10	20	5	10	5	10	1	—	1	20	1	—	10	5
Vaccinium uliginosum	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
V. vitis-idaea	1	1	—	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	5	1	1	—	—	1
Carex globularis	1	1	1	5	1	5	1	5	1	1	1	5	1	1	1	1	20	30	20	10	1	20
Deschampsia flexuosa	5	20	1	—	1	—	1	5	1	—	5	5	10	1	1	—	—	—	—	—	1	—
Vaccinium myrtillus	20	20	20	20	20	20	20	20	30	20	20	40	30	20	30	20	1	1	5	5	20	10
Equisetum silvaticum	1	1	—	1	1	5	1	1	—	—	1	1	—	1	—	1	—	—	—	1	—	—
Rubus chamaemorus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Лишайниково-моховой ярус																						
Nephroma arcticum	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cladonia sylvatica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. rangiferina	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. elongata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. gracilis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. deformis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. pleurota	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. uncialis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Peltigera scabrosa	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dicranum sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	5	—	—	—	60	50	40	20	—	—
Polytrichum strictum	60	70	70	70	80	90	90	70	60	60	50	70	50	50	50	30	40	40	60	80	70	80
Pleurozium schreberi	—	—	—	—	—	—	5	5	5	5	10	1	—	30	40	40	40	40	—	—	—	—
Polytrichum commune	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	—	30	30	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Aulacomnium palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum girgensohnii	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	80
Kiaeria glacialis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—

ница считается многоярусной (Сукачев, 1928, 1957, и др.), иногда — одноярусной (Du-Rietz, 1930; Липпмаа, 1946), иногда же — вообще не обособленной пространственно (Алехин, 1935, 1936). Очень часто синузиями называются любые структурные образования в сообществах, начиная от одноярусных, например синузия блестящих зеленых мхов в лесах, и кончая сложными многоярусными образованиями, например синузии бугров и межбугорных западин. В нашу задачу сейчас не входит критическое рассмотрение различных трактовок синузии, это очень детально проделано Г. И. Дохман (1963). Скажем лишь, что мы не можем согласиться с Г. И. Дохман в том, что синузию обязательно нужно рассматривать как часть фитоценоза и что руководящим критерием в выделении синузий должен явиться признак их фитоценотической обусловленности, т. е. обусловленности той средой, которая создается другими синузиями. Этот критерий нельзя принять и потому, что в таком случае синузий нет в растительном покрове тех обширных областей, где ведущее влияние на состав растительных группировок оказывает не фитоценотическая среда, а общие суровые условия (пустыни, высокогорья, тундры). К этим областям нужно прибавить и любой растительный покров, подвергшийся сильному воздействию животных или человека, так как многие синузии в нем обусловлены не фитоценотически, а влиянием этих воздействий. Поддерживаемые нами «чисто морфологические» критерии выделения синузий никак нельзя считать «формально-визуальными», как называет их Г. И. Дохман, хотя бы потому, что морфология синузии является внешним выражением экологии слагающих ее растений, их фитоценотических взаимоотношений и т. д.

Необходимо сказать и о той трактовке синузии, которая развивалась В. В. Алехиным (1935, 1936),— взгляд на синузию как на экологическую группу растений. Такой подход к синузиям смешивает их с жизненными формами растений, что нет никакого смысла делать. В связи с этим, вероятно, и критерии синузии не нужно связывать с составом жизненных форм растений, ее образующих.

Проведенный анализ строения растительных группировок приводит нас к заключению, что наименьшая структурно и экологически обособленная единица в лесотундре является одноярусной. Эту единицу мы называем одноярусной синузией, не подразумевая при этом, что может существовать еще и многоярусная синузия, а только имея в виду бо́льшую конкретизацию данного понятия. Синузией будет пространственно обособленная, однородная, одноярусная, сомкнутая в надземных или подземных частях группировка растений.

Многоярусные группировки, даже если они пространственно, во времени и экологически обособлены, уже нельзя считать синузиями, так как они могут быть разделены на более простые группировки, т. е. иначе синузия будет состоять из синузий. Эти многоярусные группировки (микрогруппировки, по Раменскому, 1938, и Ярошенко, 1953, 1961; микрофитоценозы, по Лавренко, 1959; конгрегации, по Петровскому, 1961, 1962) будут группировками другого ранга, и правильнее будет не называть их синузиями, чтобы не делать это понятие слишком общим и неопределенным, тем более что для многоярусных группировок уже введены свои названия. Рационально сохранить термин синузия лишь для наименьших, простейших фитоценотических образований.

Следующим этапом нашего изучения растительного покрова лесотундры должно быть исследование тех более крупных образований, которые создаются в результате сочетания синузий, их взаимодействия, взаимообусловленности, т. е. исследование основной структурной единицы растительного покрова. При этом мы исходим из следующей предпосылки. Чем более крупны растения, тем бо́льшие объем и площадь они захватывают.

ции постольку являются структурными частями фитоценоза как сложного целого, поскольку они в своих различных фенотипических состояниях входят в состав его отдельных синузий» (Лавренко, 1959 : 18).

усредняя для себя все территориально мелкие различия среды. Поэтому группировки древесного и кустарникового ярусов бывают однородными на таких местообитаниях, на которых наблюдается большая пестрота нижних ярусов. В связи с этим возможно, что основная единица растительного покрова лесотундры должна определяться по границам ярусной синузии, имеющей наибольшую площадь в данном случае. Эту предпосылку и возможные ее видоизменения нужно проверить последующими исследованиями.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1962). О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. Пробл. ботаники, 6. — Алехин В. В. и др. (1935). Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. бот., 5. — Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в ее основных зонах. В кн.: Г. Вальтер, В. Алехин. Основы ботанической географии. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Городков Б. Н. (1949). О почвенно-растительных комплексах тундровых и полярно-пустынных ландшафтов. В кн.: Тр. второго всесоюзного геогр. съезда, 3. — Дохман Г. И. (1963). Синузиальное сложение фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., LXVIII, 3. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В сб.: Полевая геоботаника, 1. Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. — Липпмаа Т. М. (1946). О синузиях. Сов. бот., 3. — Миняев. Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 4. — Норин Б. Н. (1962). О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. Проблемы ботаники, VI. — Норин Б. Н. (1964). Проблема лесотундры и задачи ее комплексного стационарного изучения. Проблемы Севера, 8. — Норин Б. Н. и А. Т. Рахманина. (1963). Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре. Бот. журн., 10. — Петровский В. В. (1961). Синузии как формы совместного существования растений. Бот. журн., 11. — Петровский В. В. (1962). Комплексные ассоциации в растительном покрове тундры и лесотундры. Пробл. ботаники, 6. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса. — Ярошенко П. Д. (1953). Основы учения о растительном покрове. 2-е изд. — Тихомиров Б. А. (1956). Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. В сб.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника (основные понятия, направления и методы). — Du Rietz G. E. (1930). Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., XI, 5, 2. — Matuszkiewicz Wl. i M. Połakowska. (1955). Materialy do litosocjologicznej systematyki borów miszanych w Polsce. Acta Soc. Bot., Poloniae, 24, 2. — Motyka J. (1947). O celach i metodach badań geobotanicznych. Annales Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Sec. C. Supplem. I. Lublin. — Ružička M. (1958). Anwendung mathematisch — statistischer Methoden in der Geobotanik (Synthetische Bearbeitung von Aufnahmen). Biologia. Čas. Slov. Akad. Vied, Roč. XIII, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE SYNUSIAL STRUCTURE OF THE VEGETATIONAL COVER IN THE FOREST-TUNDRA ZONE

By B. N. Norin

SUMMARY

The object of the author's studies was the structure of the vegetational cover in the Forest-Tundra of the European part of the U.S.S.R. Having applied the method of treatment of descriptions proposed by Chekanovsky, he arrived at a conclusion that the plants within each layer form relatively independent associated groups. These smallest phytocoenotypical formations are designated as «One-layer synusiae», being the elementary units of the vegetational cover. A combination of interrelated synusiae constitutes a basic unit of the vegetational cover, but as yet neither the span of this unit, nor its exact limits have been determined.

УДК 581.526.425 : 551.79 (235.211)

Л. Ф. Сидоров и Р. Л. Потапов

К ИСТОРИИ ЛЕСОВ ПАМИРА И ПРИЛЕГАЮЩИХ ОБЛАСТЕЙ В ПОЗДНЕЧЕТВЕРТИЧНОЕ ВРЕМЯ

(Получено 24 XI 1964)

Памирское нагорье — полупустынная и пустынная область, расположенная выше верхней границы леса. Это одно из самых суровых аридных высокогорий (Станюкович, 1960), о чем можно судить, например, по данным, приводимым Г. В. Ковалевским (1938, 1940) в работах о природе высокогорий земного шара и, в частности, Тибета, ближайшим аналогом которого или даже его частью является Памир [1] (Мензбир, 1914; Попов М. Г., 1925; Четыркин, 1958; Грубов, 1959, и др.).

Предположение о наличии здесь лесов в сравнительно недавнее время, до начала голоцена включительно, может показаться на первый взгляд лишенным оснований. Однако ознакомление с материалами, полученными в результате многолетнего изучения растительного покрова и животного мира как самого нагорья, так и прилегающих территорий, привело авторов настоящей статьи к выводу о вероятности длительного существования в прошлом на Памире лесов, а по его периферии — более широкого их распространения, чем современное.

В настоящее время в областях, непосредственно примыкающих к Памиру, и на соответствующих высотах по внешним склонам обрамляющих его горных систем имеются древостои различных типов. К западу от него, в Бадахшане (Западном Памире), это тугаи и разреженные арчевники. На севере, у восточной оконечности Заалайского хребта, к ним присоединяются ельники. На востоке, в Кашгарском хребте (Западном Куньлуне), также есть тугаи, арчевники и ельники (Юнатов, 1961). На южных склонах Гиндукуша представлены леса с участием гималайского кедра, ели, сосны и тугаи (Kersten, 1937; Hackel u. Troll, 1938; Bathjens, 1958, и др.).

На весьма большую древность ряда элементов лесной флоры гор Средней Азии указывали еще в самом начале ее изучения крупнейшие русские ботаники А. Н. Краснов (1888, 1894), С. И. Коржинский (1899), М. Г. Попов (1927, 1938). Взгляды их затем развивались и уточнялись, находили новое применение, все более подкреплялись фактическими данными и результатами теоретических изысканий (Пояркова, 1933; Гончаров, 1936; Невский, 1937; Толмачев, 1944, 1954; Быков, 1950, 1956, и др.).

Вместе с тем очевидна и значительная древность многих среднеазиатских ксерофитов (Коровин, 1934, 1958; Криштофович, 1936; Ильин, 1946, и др.), имеющих своих представителей и в горах, где они обитают ныне иногда вплоть до высокогорий. Формирование наиболее древних ксерофитов связано с достаточно длительным процессом приспособления их пред-

---

[1] Как и большинство исследователей, работавших в этой природной области (Северцов, 1879; Иванов, 1885; Грум-Гржимайло, 1887; Коржинский, 1896; Федченко, 1903; Наливкин, 1932, 1959; Станюкович, 1952; Толмачев, 1957, и др.), авторы считают собственно Памиром только памирское нагорье (Сидоров, 1960б, 1963; Потапов, 1963), именуемое нередко «Восточным Памиром».

ков к существованию в засушливых местообитаниях. По ряду геологических признаков наличие аридных «очагов» и прогрессирующее их развитие на территории Передней, Средней и Центральной Азии установлено с мезозоя (Обручев, 1895; Norin, 1935; Петрушевский, 1940; Синицын, 1962, и др.).

Однако это, надо полагать, не было препятствием для существования лесной растительности в горах поблизости от издревле сухих равнин. Современная природная обстановка дает тому много примеров. Приведем один из них. Чрезвычайно аридная ныне территория Таримской депрессии обрамлена с севера, запада и юга крупнейшими горными системами Евразии — Тяньшанем и Куньлунем, где рощи тяньшанской ели растут до сих пор невдалеке от пустыни Такламакан. По мнению Э. М. Мурзаева (1963), разобщенные ельники Западного Куньлуня — это остатки «елового моста», соединявшего Наньшань с Тяньшанем.

В горах вследствие сложности рельефа обычно весьма значительны пестрота и контрасты природных условий. Здесь нередко можно наблюдать, что буквально рядом произрастают ярковыраженные ксерофиты и несравненно более влаголюбивые древесные породы. Так, в самом южном в нашей стране «еловом острове», на северном склоне Заалайского хребта в бассейне р. Нуры, правого притока Кашгарской Кызылсу, рядом с елью *Picea schrenkiana* F. et M. и рябиной *Sorbus tianschanica* Rupr. произрастают *Artemisia tianschanica* Krasch. и *Acantholimon pamiricum* Czerniak. Интересно, что в этом же районе близ реликтовых ельников обнаружены древнейшие представители центральноазиатской пустынной флоры (*Roborowskia mira* Batal., Трофимов, 1950) и фауны (Dipus sagitta Pall.). В Бадахшане, в бассейне Сарезского озера, отмечено совместное произрастание тополя *Populus pamirica* Kom. и полыни *Artemisia persica* Boiss. (Гусев и Сидоров, 1960). Там же терескен *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M. s. l., полынь *Artemisia rutifolia* Steph. и акантолимон памирский *Acantholimon pamiricum* являются весьма характерными представителями травянисто-полукустарничкового яруса под пологом древесных пород (тополя, березы, ивы) в тугаях (Гусев, 1962). Л. Ф. Сидоров неоднократно наблюдал терескен в тугаях Бадахшана в долинах рр. Гунт, Западный Пшарт, Беляндкиик. О. С. Гребенщиков (1960 : 104) отмечает «ведущую роль» *Eurotia ceratoides*, наряду с другими ксерофитами в полупустынных сообществах, произрастающих по долинам Югославской Македонии в близком соседстве с древесной растительностью, в частности с дубовыми лесами.

Подобные примеры можно умножить. Однако и приведенных нами достаточно, чтобы показать беспочвенность предположений о невозможности произрастания в прошлом лесов в ныне чрезвычайно аридных горных областях на том основании, что сейчас на их территории абсолютно преобладают древние ксерофиты вроде терескена.

Обратим внимание на своеобразное положение Памира в Высокой Азии и на континенте. С одной стороны, это крайняя западная часть полупустынных высоких нагорий Центральной Азии, отделенная от Тибета грандиозным орографическим и тектоническим узлом массива Хиспар и Чогори, находящегося в месте сочленения горных систем Куньлуня, Каракорума и Гиндукуша. С другой стороны, он находится между Передней, Средней и Центральной Азией, лесная растительность которых связана (за исключением тугаев) с горами, где она нередко занимает доминирующее положение,[1] а с юга к нему примыкает классическая лесная область Гималаев. По-видимому, не случайно по восточной его периферии сохранились остатки «елового моста», который мог соединять в прошлом горные леса Юго-восточной и Средней Азии по Сино-Тибетским горам и более облесенным в прошлом склонам Наньшаня и Куньлуня.

[1] В этих странах можно указать лесистые горные области, соответственно, Западного Бадахшана (Линчевский и Прозоровский, 1946; Neubauer, 1954, 1955, и др.), Гиссаро-Дарваза (Гончаров, 1937; Овчинников, 1957), Северного Тяньшаня (Коржинский, 1899; Быков, 1956, и др.) и Наньшаня (Грубов, 1963).

Существует представление о горных еловых лесах как об одном из наиболее древних вариантов голарктической темнохвойной тайги (Толмачев, 1954), которая в свою очередь является дериватом широко распространенных на материке Евразии в третичное время субтропических лесов (Федоров, 1957 : 49). Ближайшие к Памиру рефугиумы последних, хранящие остатки доледниковой флоры, находятся в Памиро-Алае (Гончаров и Овчинников, 1935; Попов М. Г., 1938, и др.) и Тяньшане (Попов М. Г., 1938; Быков, 1956, и др.), а расположенные почти рядом богатейшие леса Гималаев при снижении линии вечных снегов и всех поясов растительности в плейстоцене, по-видимому, не претерпели значительных изменений. Они могли без больших «потерь» смещаться в покрытые ныне тропической растительностью низкогорья и предгорья (Сивалик), которых не достигали глетчеры даже в максимальную эпоху оледенений (Movius, 1944).

Приведенные соображения и наличие в Тяньшане, Памиро-Алае, Копетдаге, Эльбурсе, на Кавказе растений и животных, свидетельствующих о былой довольно значительной биоценотической общности этих территорий с Гималаями и Юго-восточной Азией (Пояркова, 1933; Вульф, 1944; Федоров, 1952, 1957, 1958; Быков, 1956; Тахтаджян, 1957, и др.), говорят о том, что Памир мог играть существенную роль в формировании флоры и фауны лесов Средней, Передней и Центральной Азии и как «мост» и как «изолятор». Для уточнения его значения в этом процессе наряду с освещением биогеографических вопросов кратко остановимся на таких важных сторонах развития природы нагорья, как поднятие, оледенение и иссушение.

За неоген-четвертичное время Памир и его окружение испытали грандиозное поднятие, охватившее обширные пространства и достигшее к настоящему моменту размаха более 8 км (Петрушевский, 1961; Вонгаз, 1963) или 6—7 км (Чедия, Трофимов, 1962). С конца плейстоцена до наших дней на Памире, как и во всех горных системах Высокой Азии, поднятия продолжались весьма активно (Федорович, 1940; Синицын, 1949, 1959; Бунэ и Рейман, 1960, и др.). Они оцениваются иногда величинами до 10—14 см в год (Синицын, 1959 : 146; Бутомо и др., 1962 : 1382; Сидоров, 1963 : 632).

Новейшие данные не подтверждают мнения о наличии на Памире следов лишь одного горно-долинного древнего оледенения, о котором можно было бы говорить с уверенностью (Забиров, 1955). Они подкрепляют взгляды прежних исследователей о существовании здесь не менее двух ледниковых эпох (Наливкин, 1916, 1932; Корженевский, 1930, 1936; Попов В. И., 1932). Бесспорно установлена также справедливость их положения о том, что максимальной была предшествующая эпоха, во время которой оледенение носило местами полупокровный характер, а последующая эпоха имела более скромные размеры оледенения (Сидоров, 1959б; Васильев, 1962; Рейман и Сидоров, 1962). При этом достаточно большие пространства в центральной части нагорья были свободны ото льда, возможно даже в период наибольшего развития глетчеров.

Морены последнего оледенения общепринято считать верхнечетвертичными.[1] Представления о возрасте максимальной ледниковой эпохи различны. Часть исследователей относит его к началу квартера (Васильев, 1962; Трофимов А. К., 1962). Авторы настоящей работы связывают наибольшее оледенение со среднечетвертичным временем. Принимая любую точку зрения по этому вопросу, необходимо учитывать, что последнему оледенению на Памире предшествовало достаточно длительное межледниковье.[2] Это был, по-видимому, довольно сухой период, так как именно с ним связано становление и расцвет ряда представителей нагорных ксеро-

[1] Позднечетвертичное оледенение проходило, по-видимому, в две стадии — раннюю, завершившуюся около 30 000 лет назад, и позднюю, окончившуюся примерно за 10 000 лет до наших дней.

[2] Судя по количеству лент в озерных глинах, залегающих на морене и перекрытых верхнечетвертичной мореной в низовьях Аличура у Акджара, длительность межледниковья была не менее 75 000 лет (Васильев, 1962; Трофимов А. К., 1962).

фитов и субтропических степей (Толмачев, 1944, 1949; Сидоров, 1963). Вместе с тем в межледниковье на Памире могли существовать леса.

Приведенные выше примеры сосуществования в горах благодаря сложности рельефа и многообразию природных условий лесной растительности и сообществ ксерофитов на фоне господства последних является одной из предпосылок такой возможности. Чрезмерно суровая для представителей нагорных ксерофитов и субтропических степей современная природная обстановка, обусловливающая их угасание, и реликтовость в пределах нагорья (Сидоров, 1960а, 1963; Луканенкова, 1964) — свидетельство более мягких, очевидно, среднегорных условий, в которых они формировались из исходных лесных типов (Невский, 1937). В среднегорьях прилегающих к Памиру областей, как уже отмечалось, повсюду имеются леса.

Палинологическое исследование М. М. Пахомовым (1962) глин из разрезов в низовьях Аличура иллюстрирует богатство межледниковой лесной растительности Памира и соседних с ним областей. В спорово-пыльцевых спектрах особенно характерно наличие хвойных: гималайского кедра *Cedrus deodara* Loud., сосны *Pinus* sp., ели *Picea* sp., отмечена пихта *Abies* sp. В отдельных образцах много пыльцы ольхи *Alnus* sp., лещины *Corylus* sp., *Cupressaceae*. Постоянно, хотя и в небольшом количестве, присутствуют в них пыльцевые зерна березы *Betula* sp. и дуба *Quercus* sp. Зафиксированы *Carpinus* sp., *Larix* sp., *Tilia* sp., *Ulmus* sp., *Juglans* sp., *Acer* sp.? *Liquidambar*. Интересно также, что изредка встречаются споры *Sphagnum*. В образцах из нижних горизонтов глинистой толщи одного из разрезов пыльца древесных составляет 69—90% от общего количества пыльцевых зерен, в верхних же горизонтах — 13—30%. В образцах из другого обнажения количество пыльцы древесных было равно 23—69% от общего среднего. Эти колебания в какой-то степени отражают смену природных условий в межледниковье. К концу его, в связи с поднятием, они могли стать, по-видимому, суровее.

К сожалению, на основании только этих данных нельзя утверждать, что поднялся именно Памир. Само по себе присутствие в озерных отложениях пыльцы тех или иных пород не указывает еще на их былое произрастание поблизости благодаря возможности заноса ее ветром из весьма отдаленных районов. Об этом свидетельствует наличие в послеледниковых отложениях Южного Памира пыльцы гималайского кедра и сосны (Пахомов, 1962 : 62), произрастающих ныне за Гиндукушем. Не следует забывать и о возможности отсутствия пыльцы тех или иных растений, определенно произраставших в местах взятия проб на анализ. Так, в образцах торфа, собранных Л. Ф. Сидоровым у оз. Булункуль и исследованных по его просьбе М. М. Пахомовым, не оказалось пыльцы ивы, хотя они и содержали хорошо сохранившиеся остатки ивовой коры и древесины. Следовательно, рискованно делать какие-либо определенные выводы о развитии растительности горных областей, опираясь лишь на палинологический материал.

Вместе с тем реликты, сохранившиеся до наших дней вокруг Памира и в его пределах, а также ископаемые остатки растений говорят о возможности существования еловых лесов по его западным окраинам, вероятно, до начала голоцена (Сидоров, 1960б) и арчевников и тугаев в ряде долин почти до рубежа нашей эры (Сидоров, 1963).

Одним из наиболее древних среди таких представителей мезофильной лесной флоры является *Schoenoxiphium hissaricum* Pissjauk. А. В. Гурский любезно указал нам местообитание этого растения в Бадахшане, на правобережье Пянджа, где оно неоднократно гербаризировалось ботаниками. «*Schoenoxiphium*, близкий к *hissaricum*», по свидетельству О. Е. Агаханянца (1956), обнаружен им у западных пределов Памира, в долине Мургаба. Описан этот вид В. В. Письяуковой по ее сборам на южных склонах Гиссарского хребта в бассейне р. Варзоб (Письяукова, 1950). Основная часть представителей рода *Schoenoxiphium* обитает в лесном поясе Гималаев и гор Юго-Западного Китая, один вид — в горных лесах Южной Африки, в Капской области. Наиболее близок к *Sch. hissaricum* — *Sch. laxum* (Nees) Kük., произрастающий в Восточных и Западных Гималаях до Кашмира. Длительная изоляция наложила на эти виды черты значительных морфологических отличий (Письяукова, 1950). О времени разобщения их памирским нагорьем судить трудно, однако смена состава пыльцевых спектров дает основания полагать, что оно оформилось задолго до последнего оледенения, вероятно на одном из этапов деградации лесов в межледниковье.

Некоторые аналогии с *Schoenoxiphium* можно заметить в распространении представителей древнего рода *Bergenia* Moench. В Бадахшане, в долине р. Язгулем, и в Гиссарском хребте произрастают близкородственные *B. gorbunovii* B. Fedtsch. и *B. hissarica* Boriss. Из них первый очень близок к *B. stracheyi* (Hook. et Thoms.) Engl., обитающему в Гималаях и Гиндукуше. Эти три растения вместе с другими тремя гималайскими видами бадана составляют ряд *Ciliatae* Boriss. (Борисова, 1954). Близость памиро-алайских представителей рода к гималайским указывает на возможность происхождения их от одной широко распространенной предковой формы, а также о сравнительно недавней изоляции ее производных. Предварительно, так же как для *Schoenoxiphium hissaricum*, допустимо отнести время этого разобщения к последнему межледниковью, но несколько ближе к завершающему плейстоцен оледенению.

Carex pycnostachya Kar. et Kir. распространена отдельными «очагами» в Мугоджарах, Казахском мелкосопочнике, на Алтае, в Тарбагатае, Джунгарском Алатау. Единичные сборы этой осоки имеются из окрестностей Кульджи, с Киргизского хребта, Терскей Алатау, из долины Нарына, с Ферганского хребта. На Южном Памире она обнаружена у теплых источников Кызылрабата и у оз. Булункуль. Кроме того, известно ее местообитание в верховьях Инда, у оз. Шушал. *C. pycnostachya* в горах обычно не встречается выше верхней границы леса. Памирские находки в этом отношении составляют исключение. Характерно, что произрастает она на Памире у термальных источников, расположенных в местах, не покрывавшихся глетчерами последнего оледенения. Возможно, позднечетвертичное оледенение было одной из причин сокращения ее ареала в горах. Другая и, по-видимому, основная причина ее редкости в горах — это энергичное послеледниковое поднятие Памира и обусловленное им нарастание суровости климата. От полного исчезновения *C. pycnostachya* предохранило «переселение» ее в убежища у теплых источников (Сидоров, 1959а).

Нарастание аридности в голоцене (Краснов, 1888; Грум-Гржимайло, 1933; Синицын, 1949, 1959; Мурзаев, 1963, и др.), очевидно, является основной причиной деградации лесов и, в частности, ельников в горах Средней и Центральной Азии, тогда как влажные ледниковые эпохи, судя по экологии ряда древесных пород и в особенности ели, были временем их расцвета. Мысль эта не нова. Ее можно найти в работах М. Г. Попова (1925, 1938), А. И. Толмачева и ряда других авторов. Такого рода высказывания несомненно весьма логичны. Применяя указанное положение к Памиру, необходимо учитывать меньшие абсолютные высоты в прошлом для значительной части этого нагорья, что создавало благоприятные предпосылки для распространения ельников по его периферии, вплоть до западных окраин. Реальными следами этого являются характерные представители ельников — *Pyrola tianschanica* Poljak. и *Neottia kamtschatica* (L.) Rchb. f., произрастающие в березняках близ ледника Федченко (Ладыгина, 1962). Кроме того, в гербарии Ботанического института АН СССР хранятся сборы грушанки, сделанные в тугаях ряда долин Бадахшана К. С. Афанасьевым и П. Н. Овчинниковым. Н. Ф. Гончаров и П. Н. Овчинников (1935 : 63) отмечали наличие ее «в приключевых березнячках» по Зеравшанскому, Гиссарскому (Каратегин) и Даравазскому хребтам. На это в свое время обратил особое внимание М. Г. Попов (1938), относивший *Pyrola* к числу «плейстоценовых иммигрантов».

Известное филогенетическое представление о происхождении тяньшанской ели *Picea schrenkiana* не от бореальных предков, а от исходных форм, близких к распространенным ныне в горах Юго-восточной Азии

(Попов, 1938; Павлов, 1948; Быков, 1950, и др.), подкрепляется обнаружением у нее, по-видимому, реликтового свойства концентрировать в хвое кальций, — до 40—49% CaO (Глазовская, 1953). Этим она резко отличается от *Picea abies* (L.) Karst. и других елей. Ныне тяньшанская ель на значительной части своего ареала встречается в условиях увлажнения, достаточного для вынесения кальция из ее тканей. Это привело М. А. Глазовскую к выводу, что накопление кальция в хвое — реликтовое свойство данной ели. Приобрела же она его, вероятно, в плейстоцене, до начала которого ее предковые формы произрастали в Наньшане и еще не успели проникнуть в Тяньшань. В эпоху максимального оледенения (а возможно, и в предшествовавшие) ледники вытеснили исходные типы тяньшанской ели со склонов Наньшаня в Таримскую депрессию, в поверхностных наносах которой благодаря засушливости климата издревле накапливались карбонаты и другие соли. К этой особенности почвогрунтов Тарима и пришлось приспособиться ели. В последнем межледниковье (или в предыдущих) эта приспособленность помогла тяньшанской ели распространиться до Памира, Бадахшана, Гиссаро-Дарваза и Таньшаня. Способность переносить повышенную карбонатность субстратов, по-видимому, и в настоящее время благоприятствует сохранению этой ели в ряде мест по западной периферии Таримского бассейна, где она нередко находится в явно угнетенном состоянии вследствие значительной сухости местообитаний (например, на северном склоне Заалайского хребта).

Происхождение тяньшанской пихты *Abies semenovii* B. Fedtsch. представляется также более правильным связывать не с сибирской представительницей рода *Abies*, а с распространенной в Гималаях *A. pindrow* Royle (Маценко, 1963). В последнем межледниковье пихта обитала на Памире или у западных его окраин. Об этом свидетельствует, как уже упоминалось выше, пыльца в озерных отложениях Аличурской долины (Пахомов, 1962). Очевидно, что Памир и прилегающие к нему с запада и востока районы могли и для пихты выполнять роль «моста» вплоть до последнего оледенения. Затем, по мере иссушения и поднятия «мост» превратился в «изолятор».

Можно указать много свидетельств более широкого распространения в прошлом арчи по западной и восточной периферии Памира, часть из них будет приведена ниже. Достаточно напомнить, что арча была собрана на юго-восточном Памире в начале нашего века (Алексеенко, 1901 г., Федченко, 1909). Там же обнаружены при вскрытии погребальных курганов саков, датируемых серединой первого тысячелетия до нашей эры, арчевые перекрытия (Бернштам, 1956). Угли арчи найдены и в очагах мезолитической стоянки Ошхона на Северном Памире; их абсолютный возраст, определенный радиоуглеродным методом, 9530±130 лет (Бутомо и др., 1962).

Переходя к фактам зоологического порядка, следует прежде всего оговорить, что современное распространение даже таких подвижных организмов, как птицы, если они ведут оседлый образ жизни и тесно связаны с определенным типом растительности, может дать ценный материал для палеоботаников. Такие птицы могут распространяться только по привычным для них экологическим руслам, особенно в условиях гор, где наличие непреодолимых экологических и физических преград особенно характерно. Случайные же залеты птиц, как правило, очень редко, можно сказать только в исключительных случаях, могут привести к колонизации и заселению новой области (Штегман, 1964). Принимая это во внимание, при изучении современного распространения птиц хвойных лесов Тяньшаня, Памиро-Алая и Гималаев, мы убеждаемся, что ряд видов, распространившийся из Гималаев в Тяньшань и наоборот, должен был на своем пути преодолеть Памир и Бадахшан. Это могло осуществляться только при наличии на упомянутых территориях хвойных лесов. Наиболее существенны для нашего обсуждения следующие факты.

Кедровка Nucifraga caryocatactes multipunctata Gould., обитающая в лесах Кашмира, по типу окраски и строению клюва явно относится к северной группе кедровок

(N. c. caryosatactes L., N. c. macrorhynchoos Br., N. c. wolfi Jord., N. c. relicta Reich., N. c. kamtschatkensis Bar., N. c. japonicus Hart., N. c. rotschildi Hart.) и несомненно попала в Кашмир с севера. Она резко отличается от распространенной дальше к югу гималайской кедровки N. c. hemispila Vig., относящейся к южной группе кедровок (N. c. macella Thuer. et Bangs., N. c. junnanensis Ingr., N. c. owstoni Ingr.). В ряде районов центральных Гималаев ареалы этих двух подвидов перекрываются. В районах совместного обитания они живут на разных высотах, частично тоже перекрывающихся; помесей они, насколько известно, не образуют и поэтому должны рассматриваться как разные виды. Это также свидетельствует в пользу северного происхождения кашмирских кедровок. Однако попасть из Тяньшаня на Памир эти птицы могли только при условии самого тесного контакта хвойных лесов Тяньшаня и Кашмира, соединительным же звеном между ними могли быть только хвойные леса Памиро-Алая. Иначе трудно допустить, чтобы эти узко специализированные птицы, вся жизнь которых связана с хвойными лесами, отважились на длительное путешествие через обширные безлесные высокогорья, совершенно чуждые им экологически. Что подобное предположение маловероятно, показывает тот факт, что за почти столетнюю историю изучения птиц Памиро-Алая кедровки здесь ни разу не наблюдались и не добывались. Заметная обособленность кашмирского подвида говорит о давности его изоляции, т.е. о довольно давней разобщенности лесов Тяньшаня и Кашмира.

Желтоголовый королек Regulus regulus tristis Pleske, населяющий хвойные леса Тяньшаня, наоборот, по-видимому, южный пришелец (Штегман, 1964) и попал сюда из Кашмира, что опять-таки было возможно при непосредственной связи лесов обеих стран. Примечательно, что королек, вид тесно связанный с елово-пихтовым лесом, представлен на Тяньшане резко обособленным подвидом, что свидетельствует о давней изоляции тяньшанской популяции, т. е. о сравнительно давнем разрыве между лесами Кашмира и Тяньшаня.

Наконец, целый ряд видов птиц, связанных с арчевыми местообитаниями, проник из Гималаев на Алай и Тяньшань (Mycerobas carnipes Nodgs., Rarus rubidiventris rufonuchalis Blith., Certhia hymalayana taenura Sev., Phoenicurus soeruleocephalus Vig.) или, наоборот, в противоположном направлении (Rhylloscopus inortanus humei Brooks, Peptoroecile sophiae sophiae Sev.). У всех перечисленных видов ареал разорван как раз на месте Памира и Бадахшана, а отсутствие заметных отличий между кашмирскими и алайско-тяньшанскими популяциями говорит о сравнительно недавнем разрыве.

Таким образом, для ряда птиц хвойные леса Памира и Бадахшана служили своеобразным мостом, позволившим одним видам распространиться на север, а другим на юг. В дальнейшем этот мост исчез, причем сначала перестали существовать еловые леса, а затем и арчевники. Причина этому, на наш взгляд, может быть одна — нарастающая аридность климата, вызванная продолжающимся поднятием страны.

О более широком былом распространении хвойных лесов на внешних склонах Памира, в частности на его восточных склонах, говорит современный ареал рыжешеей синицы Rarus rubidiventris rufonuchalis Blyth. Эта синица, обитающая в темнохвойных лесах и высокоствольных арчевниках горных систем, окружающих Центральную Азию с востока, юга и запада, населяет также ельники в верховьях р. Тизнаф в Западном Куньлуне. В настоящее время эти ельники совершенно изолированы от еловых лесов в хребтах Кингтау и Кашгарском. И тем не менее популяция синиц в ельниках Тизнафа совершенно не отличается от номинальной расы, обитающей Алай и Тяньшань. Это также свидетельствует о недавнем разрыве в ареале рыжешеей синицы, вызванном деградацией лесов на восточных склонах памирского нагорья.

Среди млекопитающих Бадахшана особое внимание привлекает рысь Lynx lynx isabellina Blyth. Это сугубо лесное животное, характерный обитатель темнохвойной тайги, живет в скалах, в совершенно безлесных ландшафтах, и вполне может рассматриваться как реликт когда-то произраставших здесь таежных лесов. Вообще следует подчеркнуть, что переход как млекопитающих, так и птиц из леса в скалы в высокогорьях в процессе деградации лесов и ухудшения природной обстановки — явление довольно распространенное (Кистяковский, 1950), особенно в высокогорьях Центральной Азии, к каковым и относится Памир. Под таким углом зрения следует, возможно, рассматривать и происхождение обитающего по окраинам памирского нагорья, в Бадахшане и Тибете, бурого медведя Ursus arctos leucobyx Severtz.

Несколько слов о насекомых. Последние изучены на Памире еще совершенно недостаточно, но есть факты, указывающие на бо́льшую влажность нагорья в прошлом. Так, недавно описанный с Памира новый род тли Eichinaphis Narz., обитающий ныне на терескене в типичной памирской полупустыне, имеет несомненно мезофильное прошлое (Нарзикулов, 1963). Переход этой тли на терескен мог произойти в те времена, когда последний шире произрастал в приречных тугаях в достаточно мезофильных условиях, о такой возможности упоминалось выше.

Небезынтересно отметить, что в субальпийском и альпийском поясах северо-западных Гималаев, отличающихся довольно высокой аридностью, большинство обитающих здесь насекомых — ярко выраженные мезофилы и происхождение их явно лесное (Mani, 1963). Для нашего обсуждения это важно потому, что между энтомофаунами

Памира и северо-западных Гималаев много общего и процент памирских видов в энтомофауне северо-западных Гималаев достаточно велик (до 40%).

В заключение подчеркнем следующие особенности развития растительного покрова Памира в верхнечетвертичное время. Во влажные эпохи, прежде всего во время оледенений, на соответствующих высотах на обрамляющих нагорье хребтах и на его территории могли произрастать, а местами и преобладать, леса, а в сухие межледниковья и в голоцене усиливались позиции ксерофитов. При этом участки, поднятые тектоническими процессами выше верхней границы леса в высокогорья, естественно, становились безлесными. Это, очевидно, и произошло со всем памирским нагорьем к концу квартера.

ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О. Е. (1956). Новые данные о распространении редких растений на Памире. ДАН Тадж. ССР, 18. — Бернштам А. Н. (1956). Саки Памира. Вестн. древн. истории, 1. — Борисова А. Г. (1954). О видах рода *Bergenia* Moench в Средней Азии. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР, 16. — Бунэ В. И. и В. М. Рейман. (1960). К сейсмотектонической характеристике центральной части Таджикской депрессии. Тр. Инст. сейсмолог. строительства и сейсмологии АН Тадж. ССР, 7. — Бутомо С. В., В. А. Ранов, Л. Ф. Сидоров, И. А. Шилкина. (1962). Палеогеографические результаты изучения высокогорной стоянки каменного века на Памире. ДАН СССР, 146, 6. — Быков Б. А. (1950). Еловые леса Тянь-Шаня. — Быков Б. А. (1956). О лесной флоре Тянь-Шаня. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Васильев В. А. (1962). Стратиграфия четвертичных отложений Таджикистана. В сб.: Новейший этап геологического развития территории Таджикистана. — Вонгаз Л. Б. (1963). Некоторые закономерности развития подвижного пояса Средней и Высокой Азии. ИАН СССР, сер. геолог., 4. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Глазовская М. А. (1953). О биологическом поглощении минеральных элементов и возможностях использования растений для мелиорации почв. Вопросы географии, 33. — Гончаров Н. Ф. (1936). Растительность Таджикистана. Тр. Тадж.-Памирской экспед. 1932 г., 26. — Гончаров Н. Ф. (1937). Районы флоры Таджикистана. Флора Таджикистана, 5. — Гончаров Н. Ф. и П. Н. Овчинников. (1935). Основные черты послетретичной истории растительности Западного Памиро-Алая. Сов. бот., 6. — Гребенщиков О. С. (1960). О растительности высокогорий Югославской (Вардарской) Македонии. Вопр. бот., 5. — Грубов В. И. (1959). Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. — Грубов В. И. (1963). Растения Центральной Азии, 1. — Грум-Гржимайло Г. Е. (1887). Очерк при-Памирских стран. Изв. РГО, 22. — Грум-Гржимайло Г. Е. (1933). Рост пустынь и гибель пастбищных угодий и культурных земель Центральной Азии за исторический период. Изв. Гос. геогр. общ., 61, 5. — Гусев Ю. Д. (1962). Травяной покров в тугаях Центральной части Горно-Бадахшанской автономной области. Бот. журн., 3. — Гусев Ю. Д. и Л. Ф. Сидоров. (1960). К экологии *Populus pamirica* Kom. на верхнем пределе его произрастания. Бот. журн., 3. — Забиров Р. Д. (1955). Оледенение Памира. — Иванов Д. Л. (1855). Что называть Памиром? Изв. РГО, 21, 2. — Ильин М. М. (1946). Некоторые итоги изучения пустынь Средней Азии. Матер. по ист. флоры и растит. СССР, 2. — Кистяковский А. Б. (1950). Материалы по зоогеографии Памира. Научн. зап. Киевск. гос. унив., 9, 6. — Ковалевский Г. В. (1938). Вертикальные земледельческие зоны и верхние границы сельскохозяйственных растений в горах земного шара. Изв. ВГО, 66, 4—5. — Ковалевский Г. В. (1940). Закономерности между факторами среды и высотными границами растительных организмов. Природа, 6. — Корженевский Н. Л. (1930). Алайская долина. Тр. Памир. экспед. 1928, 3. — Корженевский Н. Л. (1936). Озеро Каракуль. Тр. Тадж.-Памир. экспед., 12. — Коржинский С. И. (1896). Очерки растительности Туркестана. Зап. АН, сер. 8, по физ.-мат. отд., 4, 4. — Коржинский С. И. (1899). Растительность России. Энциклопед. словарь Брокгауза и Эфрона, 27а. — Коровин Е. П. (1934). Исторический очерк развития растительности Средней Азии. Сб. Средняя Азия. — Краснов А. Н. (1888). Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. Зап. РГО, 19. — Краснов А. Н. (1894). Из поездки на Дальний Восток Азии. Землеведение, 2—3. — Криштофович А. Н. (1936). Развитие ботанико-географических провинций северного полушария с конца мелового периода. Сов. бот., 3. — Линчевский И. А. и А. В. Прозоровский. (1946). Основные закономерности распределения растительности Афганистана. Сб. научн. работ Бот. инст. АН СССР. — Луканенкова В. К. (1964). Юго-восточный Памир как ботанический рефугиум. Бот. журн., 1. — Маценко А. Е. (1963). Обзор рода *Abies* Mill. Бот. матер. гербар. Бот. инст. АН СССР, 22. — Мензбир М. А. (1914). Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. — Мурзаев Э. М. (1963). Центральная Азия в кайнозое. В сб.: Идеи акад. В. А. Обручева о геологическом строении Северной и Центральной Азии и их дальнейшее развитие. — Наливкин Д. В. (1916). Предварительный отчет о поездке летом 1915 г. в Горную Бухару и на Западный Памир. Изв. РГО, 5, 3. — Наливкин Д. В. (1932). Обзор геологии Памира и Бадахшана. Тр. Всес. геол.-развед. упр., 2, 182. — Наливкин Д. В. (1959). Физико-географическое описание Таджикистана. Геология СССР, 24, 1. — Нарзикулов М. Н. (1963). Новый род тли Eichinaphis Narz. Gen. nov. (Hom., Aphididae) из Восточного Памира. Тр. Памирской биостанции, 1. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. АН СССР, I, 4. — Обручев В. А. (1895). О процессах выветривания и раздувания в Центральной Азии. Зап. минералог. общ., I, 3. — Овчинников П. Н. (1957). Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана. Флора Тадж. ССР, I. — Павлов Н. В. (1948). Ботаническая география СССР. — Пахомов М. М. (1962). Первые результаты палинологических исследований кайнозойских отложений Памира. В сб.: Новейший этап геологического развития Таджикистана. — Петрушевский Б. А. (1940). Палеогеография и тектоника Афганистана и Таджикистана. Тр. Инст. геолог. наук АН СССР, 8, сер. геолог., 3. — Петрушевский Б. А. (1961). Некоторые особенности тектоники Памира. Бюлл. МОИП, сер. геолог., 4. — Письяукова В. В. (1950). *Schoenoxiphium hissarisum* Pissjauk. sp. nova — представитель нового для СССР рода. Бот. матер. герб. БИН АН СССР, 12. — Попов В. И. (1932). — Материалы по истории древнего оледенения Памира, Бадахшана и Дарваза. Тр. Всесоюзн. геолог.-развед. объединения НКТП СССР, 242. — Попов М. Г. (1925). 10 лет работы в Средней Азии (автообзор). Изв. Инст. почвовед. и геобот. САГУ, I. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории флоры Средней Азии. Бюлл. САГУ, 15. — Попов М. Г. (1938). Основные периоды формообразования и иммиграции во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Проблема реликтов во флоре СССР, I. — Попов М. Г. (1950). О применении ботанико-географического метода в систематике растений. Пробл. бот., I. — Потапов Р. Л. (1963). Распределение и биология птиц памирского нагорья. Автореферат диссерт. М. — Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей рода *Acer* L. Тр. БИН АН СССР, I, 1. — Рейман В. М., Л. Ф. Сидоров. (1962). О древнем оледенении Юго-восточного Памира. ДАН СССР, 147, 2. — Северцов Н. А. (1879). Заметки о фауне позвоночных Памира. Зап. Турк. отд. Общ. любит. естествозн., антрополог. и этнограф., I, 1. — Сидоров Л. Ф. (1959а). К находке *Carex pycnostachya* Kar. et Kir. на Памире. Бот. журн., 3. — Сидоров Л. Ф. (1959б). К вопросу о древнем оледенении Памира. ДАН СССР, 127, 4. — Сидоров Л. Ф. (1960а). О некоторых экологических и фитоценотических особенностях *Carex duriusculiformis* V. Krecz. Изв. Отд. с.-х. и биолог. наук АН Тадж. ССР, 2. — Сидоров Л. Ф. (1960б). Луга Памира. Автореферат диссерт. Л. — Сидоров Л. Ф. (1963). Развитие растительного покрова Памира в послеледниковое время. Бот. журн., 5. — Синицын В. М. (1949). Геотектонический фактор в изменении климата Центральной Азии. Бюлл. МОИП, отд. геолог., 5. — Синицын В. М. (1959). Центральная Азия. — Синицын В. М. (1962). Палеогеография Азии. — Станюкович К. В. (1952). Еще раз о том, что называть Памиром. Изв. ВГО, 84, 4. — Станюкович К. В. (1960). Растительность высокогорий СССР. I. — Тахтаджян А. Л. (1957). Экологическая эволюция покрытосемянных и проблема происхождения умеренной флоры Евразии. Тез. докл. съезда ВБО, секц. фл. и раст., 1. — Толмачев А. И. (1944). Ледниковый период и история развития растительности Памиро-Алая. Изд. Тадж. фил. АН СССР, 7. — Толмачев А. И. (1949). Наблюдения над *Cousinia fedtschenkoana* C. Winkl. и некоторые вопросы генезиса нагорно-ксерофитной растительности Средней Азии. Бот. журн., 1. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Толмачев А. И. (1957). Об альпийской флоре Гиссарского хребта. Землеведение, нов. сер., 4. — Трофимов А. К. (1962). О возрасте и истории развития древних оледенений Западного и Юго-восточного Памира. В кн.: Новейший этап геологического развития территории Таджикистана. — Трофимов Т. Т. (1950). Новый род и вид растения для флоры СССР. Природа, 1. — Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Мат. по четв. периоду СССР, 3. — Федоров Ан. А. (1957). Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. В сб.: 10 Комаровские чтения. — Федоров Ан. А. (1958). О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. sp. str.). Матер. по истории флоры и растит. СССР, 3. — Федорович Б. А. (1940). Вопросы палеогеографии равнин Средней Азии. Тр. Инст. географ. АН СССР, 36. — Федченко О. А. (1903). Флора Памира. Тр. СПб. бот. сада, 21, 3. — Федченко О. А. (1909). Четвертое дополнение к флоре Памира. Тр. СПб., бот. сада, 28, 3. — Чедия О. К., А. К. Трофимов. (1962). Особенности новейшего развития структурных форм Таджикистана. В кн.: Новейший этап геологического развития территории Таджикистана. — Четыркин В. М. (1958). Средняя Азия. — Штегман Б. К. (1964). Основные типы авиафауны Тянь-Шаня и их генезис. Вестн. АН Каз. ССР, 7—8. — Юнатов А. А. (1960). О некоторых эколого-географических закономерностях растительного покрова Синьцзян-Уйгурского автономного района. Сб. Природные условия Синьцзяна. — Юнатов А. А. (1961). К познанию растительного покрова Западного Куэньлуня и прилегающей части Таримской впадины. Сб. Куэньлунь и Тарим. — Hackel J. u. W. Troll. (1938). Botanische Ergebnisse der Deutschen Hinducusch-Expedition 1936. Rep. Srec. Nov. reg. veg. Weiheften, 108, 1. — Kersten J. (1937). Die Waldverteilung und Verbreitung

der Baumarten in Ost-Afghanistan und Shitral. Deutsche im Hinducusch. — Mani (1963). Introduction to High Altitude Entomology. — Movius A. (1944). Early man and Pleistocene Stratigraphy in Southern and Eastern Asia. Papers. Peab. Mus. Am. Arch. and Ethn. Harward Univ., 19, 3. — Neubauer H. (1954). Die Wälder Afghanistans. Festschrift für Erwin Aichinger, 1. — Neubauer H. (1955). Versuch einer Kennzeichnung der Vegetationverhältnisse Afghanistans. Annal. des Naturhistor. Mus. in Wien, 60. — Norin E. (1935). Territory of the Tarim basin. Bull. of the Geology Soc. of China. 14, 3. — Rathjens C. (1958). Mediterrane Beziehungen und Züge in der Landschaft Afghanistan. 89, 3—4. — Stegmann B. (1963). The problem of the beringian continentalland connection in the light of ornithogeography. Proceed. of the Tent Pacific Sciense Congress of the Pacific Science Association, held at the Univ. of Hawaii, 21 august to 8 sept. Bishop. Mus. Press.

Ленинградский государственный
педагогический институт
им. А. И. Герцена
и Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

A CONTRIBUTION TO THE HISTORY OF THE FORESTS OF THE PAMIRS AND CONTIGUOUS AREAS IN THE UPPER QUATERNARY

By L. F. Sidorov and R. L. Potapov

SUMMARY

It can be inferred from zoological and botanical data that during the moist periods of geological history, particularly at the time of glaciations, both within the Pamirs and in the bordering mountain ranges, forests could grow at appropriate altitudes and prevailed in some places, while during the arid interglacial periods xerophytic vegetation prevailed. Areas raised by tectonic processes above the timber-line, became treeless. This was the cause of the deforestation of the Pamirs by the end of the Quaternary Period.

УДК (012) 581.47 (471.0)

Н. Н. Каден

ТИПЫ ПЛОДОВ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

(Получено 5 II 1964)

Если познакомиться с тем, как называют плоды одного и того же растения авторы различных руководств по морфологии и систематике, то мы столкнемся с поразительным разнообразием терминов и формулировок. Так, например, плод лютика характеризуется следующим образом: «сложная семянка» (Фаворский, 1914 : 118); «односемянная листовка (орешковидный)» или «орешек» (Комаров, 1937 : 21; Гамаюнова, 1961 : 4); «семянка» (Колаковский, 1939 : 140); «плоды многочисленные, не раскрывающиеся, односемянные (семянки)» (Невский, 1940 : 355); «многоорешек» (Тахтаджян, 1948 : 255; Муравьева, 1954 : 9; Каден, 1955 : 265); «плод состоит из сухих нераскрывающихся односемянных, орешковидных листовок (плодиков)» (Бутков, 1953 : 434); «сборная семянка» (Вісюліна, 1953 : 14); «орешковидный, с одним семячком», «орешки», «плодики. . . собраны в более или менее плотную головку» (Шпота, 1955 : 13, 14, 85); «сложный (сборный) плод-многосемянка» (Мишкин и Муравьева, 1955 : 14; Комарницкий, 1958 : 384) и т. д.

Этот список можно было бы легко продолжить, и подобные же перечни нетрудно составить для целого ряда даже самых обычных растений. Из них видно, что нередко в одной и той же работе на разных страницах один и тот же плод называется по-разному.

Совершенно очевидно, что такой терминологический хаос в карпологии нетерпим. Необходимо начать работу по стандартизации наименований. При этом она должна вестись с учетом требований эволюционной карпологии. Как мы уже писали (Каден, 1947б : 36), для создания подлинно морфогенетической классификации должны быть установлены те элементарные типы и подтипы плодов, которые только и можно расположить в систему с указанием их происхождения. Они должны получить отдельные названия с тем, чтобы единые по происхождению группы плодов обозначались одинаково, а разные — различно, без дублирования, чтобы в наименованиях, где можно, отражалась морфологическая специфика и генезис и чтобы за каждым типом стояло точное определение. Следовательно, необходимо произвести коренную реформу номенклатуры, отбросить скомпрометированные термины, использовать те, которые исторически обозначали естественные карпологические группы, и сконструировать новые на основании углубленного морфологического анализа плодов.

В настоящее время эти задачи никак нельзя считать выполненными. Наряду с карпологическими типами, которые могут рассматриваться как вполне пригодные для морфогенетической системы, имеются многие, еще не получившие дифференциальных наименований. Для них, впредь до подыскания подходящих терминов, приходится временно применять названия вроде «верхняя паракарпная коробочка» и «нижняя синкарпная

костянка» (Тахтаджян, 1948 : 263, 264; Артюшенко и Коновалов, 1951 : 191—192).

Данная работа является результатом наблюдений плодов в природе и изучения коллекции, собранной на кафедре высших растений Московского университета. Публикуя ее, мы считаем, что она будет полезной для морфологов и систематиков растений как основа для стандартизации названий плодов, для обсуждения и привлечения внимания ботаников к дальнейшей разработке карпологической номенклатуры. Мы полагаем, что список типов, составленный для целой, хотя и небольшой области, будет полезнее в этом отношении, чем классификационные схемы, снабженные лишь отдельными примерами (Тахтаджян, 1948 : 253—267; Каден, 1955). По образцу данной работы могут быть созданы аналогичные списки типов для других районов Советского Союза, а в дальнейшем — разработана классификация, охватывающая плоды всех растений флоры СССР.

Список типов и подтипов плодов составлен в алфавитном порядке семейств, принятых в книге П. Ф. Маевского (1964). Внутри них типы расположены в виде ключа, указываются роды, а иногда и виды, имеющие соответствующие плоды. При семействах приводятся указания на литературу. Они ни в коей мере не могут рассматриваться как сколько-нибудь полные. Мы ссылаемся только на такие работы, которые содержат упоминание избранного нами названия или подробное описание плода, дающее возможность принять определенный карпологический термин. В тех случаях, когда указания отсутствуют, мы пользовались рядом источников (Le Maout et Decaisne, 1868; Eichler, 1875, 1878; Engler u. Prantl, 1887—1895; Флора СССР, 1934—1963; Маевский, 1964).

Следует особо подчеркнуть, что список охватывает плоды растений только средней полосы европейской части СССР. Поэтому название того или иного карпологического типа или подтипа показывает, что соответствующие таксоны, включенные во «Флору» П. Ф. Маевского (1964), характеризуются, по нашему мнению, данным типом плода. Другие карпологические типы семейства, встречающиеся вне границ флоры, в список не включены. Поэтому прежде чем применять список к другим флорам, следует убедиться в том, что тип плода остается таким же.

В некоторых случаях при переходе, скажем, даже к флоре СССР, могут измениться и некоторые наименования плодов. Например, для лютиковых средней полосы могут с успехом применяться термины «трехлистовка», «пятилистовка», поскольку число плодолистиков у дикорастущих *Delphinium*, *Aconitum* и *Aquilegia* выдерживается довольно четко. Однако в других областях СССР встречаются виды со столь сильно варьирующим числом членов гинецея и плода, что представляется правильным называть их плоды «малолистовкой» в отличие от многолистовки *Trollius* и *Caltha* ациклической или циклической, в зависимости от расположения плодиков. Число членов гинецея и плода, указанное при отдельных типах и подтипах плодов, является типичным для данной группы растений. Редкие исключения и тератологические случаи при этом не учитываются.

Помимо перечисленных в списке терминов, следует принять еще следующие:

Плодик (fructiculus) — элемент апокарпного плода, соответствующий одному цельному плодолистику. В зависимости от строения он может быть: листовкой (folliculus), вскрывающейся по брюшному шву или дополнительно по средней жилке и обычно многосемянной (*Trollius*); орешком (nucula), невскрывающимся, сухим и, как правило, односемянным (*Ranunculus*); костяночкой (drupeola), невскрывающейся, обычно односемянной, с перикарпием, дифференцированным на сочный мезокарпий и деревянистый мезэндокарпий («косточку» — *Rubus*).

Мерикарпий (mericarpium) — элемент дробного плода, обычно односемянный, опадающий после септицидного разделения плода и соответствующий целому или почти целому плодолистику (например, за исключением брюшных частей последнего, остающихся в виде колонки у *Apiaceae*, *Aceraceae* и др.).

Членик (articulus) — часть членистого плода, обычно односемянный, отделяющийся при диссеминации благодаря поперечному разрыву плода и соответствующий части одного (у членистого боба *Hedysarum* и др.) или двух (у членистого стручка *Raphanus raphanistrum* L.) плодолистиков. Получленик (semiarticulus) — часть членистого стручка типа *Chorispora*, односемянный, отделяющийся при диссеминации благодаря поперечному разрыву и продольному расщеплению плода и соответствующий части одного плодолистика.

Эрем (eremus) — часть ценобия (*Boraginaceae*, *Lamiaceae*), представляющая собой вырост спинной стороны плодолистика сбоку от его средней жилки, заключающая в себе семя и опадающая вместе с ним от основания плода при диссеминации (Каден, 1964а : 969; Каден и Закалюкина, 1964 : 5). Диэрем (dieremus) — часть ценобия *Cerinthe*, образованная срастанием двух эремов соседних плодолистиков.

Некоторые из приведенных в списке терминов нуждаются в пояснении (см. Каден, 1947а : 27). Верхний, нижний и полунижний (fructus superus, inferus, semiinferus) — плоды, образованные из завязи соответствующего типа. Голый (nudus) — плод, лишенный покровов из цветочных органов, которые опадают во время или после цветения, а также из прицветников и оси. Плод с покрывалом (f. velatus) из внепестичных органов (большею частью, чашечки или простого околоцветника), с ним не срастающихся и не охватывающих его целиком. Плод с оболочкой (tunicatus) из внепестичных цветочных органов или прицветников, охватывающих его целиком (иногда кроме верхней части, т. е. без смыкания над плодом) или даже слегка склеивающихся с ним вторично. Плод погруженный (immersus) обрастает цветоложем или осью соцветия. Для нижних плодов применяются термины: плод необернутый (non involucratus) и обернутый (involucratus), обычно кроющими листьями.

Для характеристики продольного вскрывания использованы следующие термины (Каден, 1962): вентральное (ventralis) — по брюшному шву, дорсальное (dorsalis) — по средней жилке плодолистика, латеральное (lateralis) — вдоль стенок плодолистика между средней жилкой и краем, септицидное (septicida) и дизъюнктивное (disjunctiva) — разделением плодолистиков по швам срастания с перегородками или без них. Применяются также сочетания этих типов вскрывания, а также выражение „плод разламывающийся“ (f. rumpens) или „вскрывающийся неправильно“ (irregulariter dehiscens). Вскрывание может быть совершенным (perfecta) и несовершенным (imperfecta), в зависимости от глубины: до середины или до основания плода створками или лишь в верхней части зубчиками. При образовании не продольных, а кольцевых или полукольцевых щелей различается вскрывание подковообразное (hippocrepiformis), продольное кольцевое или окончатое (fenestralis) и поперечное кольцевое (circumscissa) (Каден, 1964в).

СПИСОК ТИПОВ И ПОДТИПОВ ПЛОДОВ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Aceraceae (*Acer*) (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955, 1964в) — двукрылатка (плод дробный, синкарпный, верхний, двучленный, голый).

Adoxaceae (*Adoxa*) — костянка синкарпная, полунижняя, трех-пятичленная, сочная.

Alzoaceae (*Mollugo*) — коробочка синкарпная, верхняя, трехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсивентрально.

Alismataceae (Тахтаджян, 1948) — многоорешек с покрывалом:

А. ациклический — *Sagittaria*,

Б. циклический — остальные роды.

Amaranthaceae (*Amaranthus*) — мешочек лизикарпный, дву-трехчленный, с оболочкой:

А. крыночковидный, с поперечным кольцевым вскрыванием — большинство видов,

Б. невскрывающийся или вскрывающийся неправильно — *A. lividus*. *Apocynaceae* — двулистовка гемисинкарпная, верхняя, голая, вскрывающаяся септицидно-латерально.

Araceae — ягода верхняя (ува), трехчленная, голая:

А. синкарпная, сухая — *Acorus*,

Б. паракарпная, сочная — *Calla*.

Aristolochiaceae — коробочка синкарпная, шестичленная:

А. полунижняя, сочная, разламывающаяся — *Asarum*,

Б. нижняя, сухая, вскрывающаяся септицидно-вентрально снизу вверх — *Aristolochia*.

Asclepiadaceae — двулистовка гемисинкарпная, верхняя, голая, вскрывающаяся септицидно-латерально.

Balsaminaceae (*Impatiens*) — коробочка синкарпная, верхняя, пятичленная, сочная, голая, вскрывающаяся подковообразно снизу вверх.

Berberidaceae (*Berberis*) (Каден, 1951) — однолистовка сочная, малосемянная.

Betulaceae — крылатка синкарпная, нижняя, двучленная.

Boraginaceae (Каден, 1955, 1964а; Каден и Закалюкина, 1965) — ценобий с эпитропными семенами (плод синкарпный, верхний, двучленный, ложночетырехгнездный, с покрывалом):

А. тетраэремный (четыре опадающих эрема) — большинство родов,

Б. диэремный (два опадающих диэрема) — *Cerinthe*,

В. псевдомономерный (два неопадающих эрема) — *Rochelia*,

Г. дробный (два двусемянных мерикарпия) — *Tournefortia*.

Butomaceae (*Butomus*) — шестилистовка гемисинкарпная, верхняя, с покрывалом, вскрывающаяся вентрально.

Callitrichaceae (*Callitriche*) — ценобий с апотропными семенами (плод синкарпный, верхний, двучленный, голый, с четырьмя эремами).

Campanulaceae — коробочка синкарпная, нижняя или полунижняя:

А. трехчленная, вскрывающаяся подковообразно — *Adenophora*, *Campanula*, *Phyteuma canescens*,

Б. двучленная.

I. вскрывающаяся несовершенно дорсивентрально — *Jasione*,

II. вскрывающаяся подковообразно — *Phyteuma nigrum*, *spicatum*,

Cannabinaceae (Артюшенко и Коновалов, 1951) — костянка паракарпная, двучленная, сухая, с оболочкой.

Caprifoliaceae (Тахтаджян, 1948; Артюшенко, 1951; Каден, 1955) — костянка, реже ягода (плоды синкарпные, нижние):

А. костянка четырехчленная — *Symphoricarpus*,

I. трехчленная, сочная — *Sambucus*, *Viburnum*,

II. трехчленная сухая — *Linnaea*,

Б. ягода (бакка) трехчленная — *Lonicera*.

Caryophyllaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — коробочка верхняя — лизикарпная, реже синкарпная или гемилизикарпная; иногда плод — верхний лизикарпный мешочек:

А. коробочка I. синкарпная, трехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсилатерально — *Alsine*,

II. гемилизикарпная:

1. пятичленная, с оболочкой, вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно — *Viscaria*,
2. трехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Silene*,
3. двучленная, с оболочкой, вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Vaccaria*,

III. лизикарпная:

1. пятичленная, с покрывалом:
   а. вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Cerastium* (кроме *C. dubium*), *Myosoton*,
   б. вскрывающаяся дизъюнктивно — *Sagina nodosa*, *Spergula* (кроме *S. linicola*, *S. maxima*),
   в. невскрывающаяся или разламывающаяся — *Spergula linicola*, *S. maxima*,
2. пятичленная, с оболочкой, вскрывающаяся:
   а. несовершенно дизъюнктивно — *Agrostemma*, *Coronaria*, *Lychnis*,
   б. несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Melandrium*,
3. четырехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся дизъюнктивно — *Sagina procumbens*,
4. трехчленная, с покрывалом,
   а. вскрывающаяся дизъюнктивно — *Minuartia*, *Spergularia*,
   б. вскрывающаяся дизъюнктивно-дорсально — *Moehringia*, *Stellaria*,
   в. вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Arenaria*, *Cerastium dubium*, *Holosteum*,
   г. невскрывающаяся или разламывающаяся — *Cucubalus*,
5. трехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Elisanthe*,
6. двучленная, с оболочкой, вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Dianthus*, *Gypsophila*, *Saponaria*,

Б. мешочек лизикарпный, двучленный, с оболочкой, невскрывающийся — *Herniaria*, *Scleranthus*.

Celastraceae (*Euonymus*) — коробочка синкарпная, верхняя, четырехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсивентрально.

Ceratophyllaceae (*Ceratophyllum*) (Каден, 1950) — одноорешек с покрывалом (плод апокарпный, верхний, одночленный, невскрывающийся).

Chenopodiaceae — мешочек лизикарпный верхний:

А. четырехчленный, с оболочкой из прицветников — *Spinacia*,

Б. двучленный, I. крыночковидный, с оболочкой из околоцветника, с поперечным кольцевым вскрыванием — *Beta*,

II. невскрывающийся, сухой:

1. с покрывалом — *Agriophyllum*, *Corispermum*,
2. с оболочкой из околоцветника — большинство родов,
3. с оболочкой из прицветников — *Atriplex*, *Ceratocarpus*, *Eurotia*,
4. полупогруженный, с оболочкой из околоцветника — *Halocnemum*, *Salicornia*,

III. сочный, с оболочкой из околоцветника — *Anabasis*.

Cistaceae (*Helianthemum*) — коробочка паракарпная, верхняя, трехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсально.

Commelinaceae (*Commelina*) — коробочка гемипаракарпная, верхняя, двучленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсивентрально.

Compositae (Тахтаджян, 1948; Голова, 1955; Каден, 1955) — семянка (плод паракарпный, нижний или полунижний, невскрывающийся):

А. без обертки — большинство родов,

Б. обернутая — *Echinops*,

В. погруженная — *Xanthium*.

Convolvulaceae — коробочка синкарпная или гемипаракарпная:

А. синкарпная, с покрывалом, с латеральным и поперечно кольцевым вскрыванием — *Convolvulus*,

Б. гемипаракарпная, с оболочкой, вскрывающаяся подковообразно сверху вниз — *Calystegia*.

Cornaceae (*Thelycrania*) — костянка синкарпная, полунижняя, двучленная, сочная.

Corylaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — орех (плод синкарпный, нижний, двучленный, с плюской).

Crassulaceae (Каден. 1955) — плоды гемисинкарпные, с покрывалом, вскрывающиеся вентрально:

А. многолистовка — *Sempervivum ruthenicum*,

Б. шестилистовка — *S. soboliferum*,

В. пятилистовка — *Sedum*,
Г. четырехлистовка — *Tillaea*.

Cruciferae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — стручок и стручочек (плод паракарпный, верхний, двучленный, ложнодвугнездный, голый [кроме *Alyssum calycinum*]):
А. стручок, I. двустворчатый вскрывающий сяокончато — роды, кроме перечисленных ниже,
II. окончато-членистый — *Chorispora*,
III. членистый — *Raphanus raphanistrum*, *Sterigmostemum*,
IV. невскрывающийся — *Raphanus sativus*,
Б. стручочек:
I. вскрывающийся окончато, широкоперегородчатый — *Alyssum* (*A. calycinum* — с покрывалом), *Armoracia*, *Berteroa*, *Camelina*, *Draba*, *Erophila*, *Lunaria*, *Meniocus*, *Rorippa amphibia*, *R. austriaca*, *R. brachycarpa*, *Schivereckia*,
II. узкоперегородчатый — *Capsella*, *Hymenolobus*, *Lepidium*, *Subularia*, *Thlaspi*,
III. невскрывающийся — *Cardaria*,
IV. членистый — *Crambe*, *Rapistrum*,
V. орешковидный — *Bunias*, *Euclidium*, *Isatis*, *Litvinovia*, *Neslia*.

Cucurbitaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — тыквина или ягода паракарпные, нижние, трехчленные:
А. ягода (бакка) — *Bryonia*,
Б. тыквина — остальные роды.

Cuscutaceae (*Cuscuta*) — коробочка синкарпная, верхняя, двучленная, с оболочкой:
А. с латеральным и поперечным кольцевым вскрыванием — большинство видов,
Б. разламывающаяся — *C. australis*, *C. campestris*, *C. gronovii*, *C. suaveolens*.

Cyperaceae (Артюшенко и Коновалов, 1951) — костянка паракарпная, верхняя, дву-трехчленная, сухая:
А. голая или с покрывалом из щетинок околоцветника — большинство родов,
Б. с оболочкой из кроющего листа — *Carex*.

Dipsacaceae — семянка обернутая (плод паракарпный, нижний, двучленный).

Droseraceae — коробочка паракарпная, верхняя, трех-пятичленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсально.

Elaeagnaceae — сфалерокарпий (костянка паракарпная, нижняя, псевдомономерная, сочная).

Elatinaceae (*Elatine*) — коробочка синкарпная, верхняя, с покрывалом, вскрывающаяся септицидно-латерально:
А. четырехчленная — *E. alsinastrum*, *E. hungarica*, *E. hydropiper*,
Б. трехчленная — *E. callitrichoides*, *E. triandra*.

Empetraceae (*Empetrum*) — ягода верхняя (ува) синкарпная, шести-девятичленная, с покрывалом.

Ericaceae — коробочка или костянка (плоды синкарпные, верхние):
А. коробочка,
I. пятичленная, с покрывалом, вскрывающаяся:
1. септицидно-латерально — *Ledum*,
2. дорсилатерально — *Andromeda*, *Chamaedaphne*,
II. четырехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся септицидно-латерально — *Calluna*,
Б. костянка пятичленная, сочная, с покрывалом — *Arctostaphylos*.

Euphorbiaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955, 1964а) — рэгма (плод синкарпный, верхний, дробный, голый, с септицидно-дорсальным и окончатым вскрыванием):
А. трехчленная — *Euphorbia*,
Б. двучленная — *Mercurialis*.

Fagaceae (*Quercus*) (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — желудь (плод синкарпный, нижний, шестичленный, невскрывающийся, с плюской).

Frankeniaceae (*Frankenia*) — коробочка паракарпная, верхняя, трехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсально.

Fumariaceae (Каден, 1955) — концептакул (плод паракарпный, верхний, двучленный, голый):
А. стручковидный, вскрывающийся окончато — *Corydalis*,
Б. орешковидный — *Fumaria*.

Gentianaceae — коробочка паракарпная, верхняя, двучленная, с оболочкой, вскрывающаяся дизъюнктивно.

Geraniaceae (Каден, 1955, 1964а; Каден и Лановая, 1963) — стеригма (плод синкарпный, верхний, пятичленный, с покрывалом):
А. с остающимися створками, вскрывающаяся подковообразно — *Geranium collinum*, *G. linearilobum*, *G. palustre*, *G. pratense*, *G. sanguineum*, *G. sibiricum*, *G. silvaticum*,
Б. с опадающими створками, вскрывающаяся окончато — *Erodium*, *Geranium* (остальные виды).

Globulariaceae (*Globularia*) — орешек (?) паракарпный, верхний, двучленный, с оболочкой.

Gramineae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955, 1961а, 1961б) — зерновка (апокарпная, верхняя, одночленная):
А. лептодермальная:
I. с оболочкой — большинство родов,
II. с покрывалом — *Zea*,
III. голая — *Eragrostis*, *Secale cereale*, *Triticum aestivum*, *T. durum*,
Б. листовковидная — *Crypsis*, *Heleochloa*.

Grossulariaceae — ягода полунижняя (бакка) паракарпная, двучленная.

Guttiferae (*Hypericum*) — коробочка гемипаракарпная, верхняя, трехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся септицидно-латерально.

Haloragaceae (*Myriophyllum*) — дробный плод синкарпный, нижний, четырехчленный.

Hippocastanaceae (*Aesculus*) — коробочка синкарпная, верхняя, трехчленная, голая, вскрывающаяся дорсивентрально.

Hippuridaceae (*Hippuris*) — костянка паракарпная, нижняя, псевдомономерная, сухая.

Hydrangeaceae (*Philadelphus*) — коробочка синкарпная, полунижняя, четырех-пятичленная, вскрывающаяся септицидно-дорсивентрально.

Hydrocharitaceae — коробочка нижняя, сочная, обернутая, разрушающаяся:
А. синкарпная шестичленная — *Hydrocharis*, *Stratiotes*,
Б. паракарпная трехчленная — *Elodea*.

Hydrophyllaceae (*Phacelia*) — коробочка синкарпная, верхняя, с оболочкой, вскрывающаяся дорсивентрально.

Iridaceae (Тахтаджян, 1948, Каден, 1955) — коробочка синкарпная, нижняя, вскрывающаяся дорсивентрально.

Juncaceae — коробочка верхняя, трехчленная, с покрывалом:
А. синкарпная, вскрывающаяся дорсивентрально — *Juncus*,
Б. паракарпная, вскрывающаяся дорсально — *Luzula*.

Juncaginaceae (*Triglochin*) — дробный плод синкарпный, верхний, шестичленный, голый.

Labiatae (Каден, 1955, 1964а; Каден и Закалюкина, 1965) — ценобий с апотропными семенами (плод синкарпный, верхний, двучленный, ложночетырехгнездный, с оболочкой).

Leguminosae (Яковлев, 1932; Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — боб (плод апокарпный, верхний, одночленный):
А. двустворчатый I. с покрывалом, вскрывающийся дорсивентрально — роды и виды, кроме перечисленных ниже, II. с оболочкой, вскрывающийся дорсивентрально — *Ononis*,
Б. невскрывающийся, голый — *Gleditsia*,

В. поперечно-перегородчатый, с покрывалом, вскрывающийся дорсивентрально — *Faba*, *Phaseolus*,
Г. листовковидный, с оболочкой, вскрывающийся вентрально — виды *Trifolium*, кроме перечисленных ниже,
Д. крыночковидный, с оболочкой, с поперечным кольцевым вскрыванием — *T. alpestre*, *T. borysthenicum*, *T. incarnatum*, *T. pratense*, *T. rubens*,
Е. мешочковидный, с оболочкой, разламывающийся — *T. arvense*, *T. campestre*, *T. dubium*, *T. strepens*,
Ж. четковидный, с покрывалом, невскрывающийся — *Alhagi*,
З. членистый, с покрывалом — *Coronilla*, *Hedysarum*,
И. окончато-членистый, с покрывалом — *Eversmannia*,
К. орешковидный I. с покрывалом, невскрывающийся — *Amorpha*, *Glycyrrhiza echinata*, *Medicago lupulina*, *Melilotus*, *Onobrychis*, II. с оболочкой, невскрывающийся — *Anthyllis*,
Л. ложнодвугнездный, с покрывалом — *Astragalus*, *Oxytropis*:
I. вскрывающийся
1. вентрально — *A. dasyanthus*, *O. pilosa*,
2. дорсивентрально — *A. albicaulis*, *A. arenarius*, *A. contortuplicatus*,
3. несовершенно дорсивентрально — другие виды *Astragalus* и *Oxytropis*, кроме перечисленных,
4. дорсально — *A. testiculatus*,
II. невскрывающийся — *A. falcatus*, *A. glycyphyllus*.

Lemnaceae — коробочка паракарпная (?), верхняя, трехчленная, (?), с оболочкой, разламывающаяся.

Lentibulariaceae — коробочка лизикарпная, верхняя, двучленная, с покрывалом:
А. вскрывающаяся дизъюнктивно — *Pinguicula*,
Б. разламывающаяся — *Utricularia*.

Liliaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — коробочка синкарпная, верхняя, трехчленная; верхняя синкарпная ягода (ува), редко гемисинкарпная трехлистовка:
А. трехлистовка гемисинкарпная, с покрывалом, вскрывающаяся септицидно-вентрально — *Veratrum*,
Б. коробочка I. голая, вскрывающаяся дорсивентрально — большинство родов,
II. с покрывалом, вскрывающаяся септицидно-вентрально — *Bulbocodium*, *Colchicum*, *Tofieldia*,
III. с покрывалом, вскрывающаяся дорсивентрально — *Allium*, *Anthericum*, *Gagea*,
В. ягода (ува): I. четырехчленная, с покрывалом — *Paris*,
II. трехчленная, голая — *Asparagus*, *Convallaria*, *Polygonatum*,
III. двучленная, голая — *Majanthemum*.

Linaceae — коробочка синкарпная, верхняя, с покрывалом, вскрывающаяся септицидно-дорсивентрально:
А. пятичленная, ложнодесятигнездная — *Linum*,
Б. четырехчленная, ложновосьмигнездная — *Radiola*.

Lobeliaceae (*Lobelia*) — коробочка синкарпная, полунижняя, двучленная, вскрывающаяся дорсивентрально.

Loranthaceae (*Viscum*) — ягода нижняя (бакка) паракарпная, двучленная, псевдомономерная.

Lythraceae — коробочка синкарпная, верхняя, двучленная, с оболочкой:
А. вскрывающаяся:
I. несовершенно септицидно-латерально — *Lythrum*,
II. несовершенно дорсилатерально — *Middendorfia*,
Б. разламывающаяся — *Peplis*.

Malvaceae (Каден, 1964а) — плоды верхние:
А. многолистовка циклическая синкарпная, с покрывалом, вскрывающаяся совершенно дорсивентрально — *Abutilon*,

Б. коробочка синкарпная пятичленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсивентрально — *Hibiscus*,
В. калачик, диэрезилис (дробный плод синкарпный, многочленный, с оболочкой) — остальные роды.

Menyanthaceae — коробочка паракарпная верхняя, двучленная, с покрывалом:
А. вскрывающаяся дорсально — *Menyanthes*,
Б. разламывающаяся — *Nymphoides*.

Monotropaceae (*Hipopitys*) — коробочка синкарпная верхняя, четырехпятичленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсилатерально.

Najadaceae (*Najas*) — одноорешек с оболочкой (плод апокарпный, одночленный, невскрывающийся).

Nymphaeaceae — ягода (ува) синкарпная, разрушающаяся:
А. верхняя, с покрывалом — *Nuphar*,
Б. полунижняя, с оболочкой — *Nymphaea*.

Oleaceae — коробочка или крылатка, синкарпные, верхние, двучленные, голые:
А. коробочка, вскрывающаяся дорсивентрально — *Syringa*,
Б. крылатка — *Fraxinus*.

Onagraceae — коробочка или сухая костянка, синкарпные, нижние:
А. коробочка четырехчленная, вскрывающаяся дорсилатерально — большинство родов,
Б. костянка сухая, двучленная — *Circaea*.

Orchidaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — коробочка паракарпная нижняя, трехчленная, вскрывающаяся латерально.

Orobanchaceae (*Orobanche*) — коробочка паракарпная верхняя, двучленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсально.

Oxalidaceae (*Oxalis*) — коробочка синкарпная верхняя, пятичленная, сочная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсально.

Paeoniaceae (*Paeonia*) — трехлистовка ациклическая, с покрывалом, вскрывающаяся вентрально.

Papaveraceae (Максимович-Амбодик, 1796; Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — маковка (коробочка гемипаракарпная, многочленная) или стручковидный концептакул (плод паракарпный, двучленный):
А. маковка,
I. вскрывающаяся подковообразно — *Papaver* (большинство видов),
II. невскрывающаяся — *P. somniferum*,
Б. концептакул стручковидный I. одногнездный — *Chelidonium*,
II. ложнодвугнездный — *Glaucium*.

Parnassiaceae (*Parnassia*) — коробочка паракарпная верхняя, четырехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся несовершенно дорсально.

Plantaginaceae (*Plantago*) (Каден и Смирнова, 1964) — коробочка синкарпная верхняя, двучленная, с покрывалом, с латеральным и поперечным кольцевым вскрыванием.

Plumbaginaceae — орешек (?) лизикарпный верхний, пятичленный, псевдомономерный, с оболочкой, невскрывающийся.

Polemoniaceae (*Polemonium*) — коробочка синкарпная верхняя, трехчленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсилатерально.

Polygalaceae (*Polygala*) — коробочка синкарпная верхняя, двучленная, с оболочкой, вскрывающаяся дорсивентрально.

Polygonaceae — орешек (?) лизикарпный верхний:
А. трехчленный, с покрывалом — *Fagopyrum*,
Б. трехчленный, с оболочкой — *Atraphaxis frutescens*, *Polygonum alpinum*, *P. arenarium*, *P. aviculare*, *P. bistorta*. *P. convolvulus*, *P. dumetorum*, *P. heterophyllum*, *P. neglectum*, *P. patulum*, *P. salsugineum*, *P. viviparum*, *Rumex*,
В. двучленный, с оболочкой — *Atraphaxis spinosa*, *Polygonum* (остальные виды).

Portulacaceae — коробочка лизикарпная, трехчленная:
А. верхняя, с покрывалом, вскрывающаяся дизъюнктивно — *Montia*,
Б. полунижняя, с оболочкой, с поперечным кольцевым вскрыванием — *Portulaca*.

Potamogetonaceae — четырехорешек с покрывалом (плод апокарпный, верхний, четырехчленный, невскрывающийся).

Primulaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — коробочка лизикарпная верхняя:
А. семичленная, с покрывалом, с поперечным кольцевым вскрыванием — *Trientalis*,
Б. шестичленная, с оболочкой, вскрывающаяся дизъюнктивно — *Lysimachia thyrsiflora*,
В. пятичленная 1. с покрывалом, 1. вскрывающаяся дорсально — *Hottonia*, 2. с поперечным кольцевым вскрыванием — *Anagallis*, *Centunculus* II. с оболочкой, вскрывающаяся:
1. дизъюнктивно — *Androsace elongata*, *A. kozo-poljanskii*, *A. septentrionalis*, *Glaux*,
2. несовершенно дизъюнктивно — *A. filiformis*, *A. turczaninovii*, *Lysimachia* (кроме *L. thyrsiflora*), *Primula farinosa*,
3. несовершенно дизъюнктивно-дорсально — *Cortusa*, *Primula veris*.

Pyrolaceae — коробочка синкарпная, верхняя, пятичленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсально.

Ranunculaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — много-, малооднолистовка или многоорешек (плоды апокарпные, вскрывающиеся вентрально или невскрывающиеся):
А. многолистовка ациклическая, голая — *Caltha*, *Trollius*,
Б. пятилистовка,
I. ациклическая, с покрывалом — *Aconitum nemorosum*,
II. циклическая, голая — *Aquilegia*,
В. трехлистовка ациклическая, голая — *Aconitum* (кроме *A. nemorosum*), *Delphinium* (кроме подрода *Consolida*),
Г. однолистовка,
I. сухая, голая — *Delphinium*, подрод *Consolida*,
II. сочная, голая — *Actaea*,
Д. многоорешек ациклический,
I. голый — роды, кроме перечисленных,
II. с покрывалом — *Hepatica*.

Resedaceae (*Reseda*) — коробочка паракарпная верхняя, трехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся несовершенно дизъюнктивно.

Rhamnaceae (Тахтаджян, 1948; Вихирева, 1952; Каден, 1955) — костянка синкарпная верхняя, дву-, трехчленная, голая.

Rosaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — многоорешек, земляничина, многокостянка, однокостянка, амальтея, цинарродий, пятилистовка (верхние), яблоко (нижнее)
— подсемейство *Rosoideae*:
А. многоорешек,
I. ациклический, с покрывалом — *Comarum*, *Geum*, *Potentilla*,
II. циклический, с покрывалом — *Filipendula*,
Б. земляничина (многоорешек ациклический, на сочном плодоложе, с покрывалом) — *Fragaria*,
В. цинарродий (многоорешек ациклический, с оболочкой из сочного гипантия) — *Rosa*,
Г. многокостянка ациклическая, с покрывалом — *Rubus*,
Д. амальтея,
I. двучленная (двуорешек с оболочкой из гипантия) — *Agrimonia*, *Poterium*, *Sanguisorba*,
II. одночленная (одноорешек с оболочкой из гипантия) — *Alchemilla*,
— подсемейство *Spiraeoideae*.

Е. пятилистовка циклическая, с покрывалом:
I. многосемянная: 1. вскрывающаяся вентрально — *Spiraea* (кроме *S. chamaedryfolia*, *S. salicifolia*), 2. вскрывающаяся дорсивентрально — *Sorbaria*, *Spiraea chamaedryfolia*, *S. salicifolia*,
II. малосемянная, вскрывающаяся дорсивентрально — *Physocarpus*, — подсемейство *Pomoideae*:
Ж. яблоко,
I. гемисинкарпное,
1. пятичленное *Amelanchier*, *Malus*, *Pyrus*,
2. трехчленное (олигомерное) — *Sorbus*,
II. псевдоапокарпное олигомерное — *Cotoneaster*, *Crataegus* (кроме *C. curvisepala*, *C. monogyna*),
III. мономерное — *C. curvisepala*, *C. monogyna*,
— подсемейство *Prunoideae*:
З. однокостянка,
I. сочная, голая — *Cerasus*, *Padus*, *Prunus*,
II. сухая, голая — *Amygdalus*.

Rubiaceae — костянка или двусемянка, синкарпные, нижние, двучленные:
А. костянка сочная — *Rubia*,
Б. двусемянка — остальные роды.

Rutaceae (*Dictamnus*) — пятилистовка гемисинкарпная верхняя, с покрывалом, вскрывающаяся вентрально.

Salicaceae (Каден, 1955) — коробочка паракарпная верхняя, двучленная, голая, вскрывающаяся дорсально.

Santalaceae (*Thesium*) — костянка паракарпная нижняя, псевдомономерная, сухая.

Saxifragaceae — коробочка гемипаракарпная или паракарпная двучленная:
А. гемипаракарпная верхняя, с покрывалом, вскрывающаяся несовершенно септицидно — *Saxifraga*,
Б. паракарпная полунижняя, вскрывающаяся дизъюнктивно — *Chrysosplenium*.

Scheuchzeriaceae (*Scheuchzeria*) — трехлистовка гемисинкарпная, вскрывающаяся дорсивентрально.

Scrophulariaceae (Тахтяджян, 1948; Каден и Смирнова, 1964) — коробочка синкарпная, гемилизикарпная или гемипаракарпная верхняя, двучленная.
А. синкарпная, с покрывалом:
I. вскрывающаяся 1. септицидно-дорсилатерально — *Verbascum*,
2. несовершенно септицидно-дорсилатерально — *Gratiola*.
3. несовершенно дорсивентрально — *Veronica agrestis*, *V. arvensis*, *V. hederifolia*, *V. longifolia*, *V. officinalis*, *V. prostrata*, *V. serpyllifolia*,
4. септицидно-дорсивентрально — *Veronica* (остальные виды),
5. дорсально — *Mimulus*,
6. подковообразно — *Antirrhinum*, *Chaenorrhinum*, *Linaria*,
II. невскрывающаяся — *Dodartia*,
Б. синкарпная, с оболочкой, вскрывающаяся:
I. несовершенно дорсивентрально — *Melampyrum*,
II. дорсивентрально — *Euphrasia*, *Odontites*, *Orthantha*, *Rhinanthus*,
III. неравномерно дорсивентрально — *Pedicularis*,
В. гемилизикарпная, с покрывалом, вскрывающаяся:
I. септицидно — *Digitalis*, *Scrophularia*,
II. несовершенно дизъюнктивно — *Limosella*,
III. дизъюнктивно — *Lindernia*,
Г. гемипаракарпная, с оболочкой, сочная, вскрывающаяся дорсально — *Lathraea*.

Solanaceae (Тахтаджян, 1948; Каден, 1955) — коробочка синкарпная и гемилизикарпная или синкарпная ягода; верхние, двучленные:

А. коробочка: I. синкарпная, голая, неполно ложночетырехгнездная, вскрывающаяся септицидно-дорсально — *Datura*,
II. синкарпная, с оболочкой, с поперечным кольцевым вскрыванием — *Hyoscyamus*,
III. синкарпная, с оболочкой, разламывающаяся — *Nicandra*,
IV. гемилизикарпная, с оболочкой, вскрывающаяся септицидно-латерально — *Nicotiana*,
Б. ягода (ува) синкарпная, с покрывалом — *Lycium*, *Lycopersicum*, *Solanum*.

Sparganiaceae (*Sparganium*) — одноорешек с покрывалом (плод апокарпный, верхний).

Tamaricaceae — коробочка паракарпная верхняя, трех- четырехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсально.

Thymelaeaceae — костянка паракарпная нижняя, псевдомономерная:
А. сочная — *Daphne*,
Б. сухая — *Thymelaea*.

Tiliaceae (*Tilia*) (Каден, 1955) — карцерула (плод синкарпный, верхний, пятичленный, голый, не вскрывающийся).

Trapaceae (*Trapa*) — костянка синкарпная полунижняя, двучленная, сухая.

Typhaceae (*Typha*) — одноорешек с покрывалом (плод апокарпный, верхний, одночленный).

Ulmaceae (*Ulmus*) (Тахтаджян, 1948) — крылатка синкарпная верхняя, двучленная, с покрывалом.

Umbelliferae (Тахтаджян, 1948; Каден и Тихомиров, 1954; Каден, 1955; Тихомиров, 1961) — вислоплодник (плод дробный, синкарпный, нижний или полунижний, двучленный):
А. колонковый — большинство родов,
Б. бесколонковый — *Sanicula*,
В. крупночашечковый — *Eryngium*.

Urticaceae (*Urtica*) (Артюшенко и Коновалов, 1951) — костянка паракарпная верхняя, двучленная, сухая, с оболочкой.

Vacciniaceae — ягода полунижняя (бакка) синкарпная:
А. пятичленная — *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*,
Б. четырехчленная — *Oxycoccus*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Valerianaceae (Артюшенко и Коновалов, 1951) — аггедула (костянка синкарпная нижняя, трехчленная, сухая).

Verbenaceae (*Verbena*) — ценобий с апотропными семенами, с оболочкой (плод синкарпный, двучленный, ложночетырехгнездный, с четырьмя опадающими эремами).

Violaceae (*Viola*) (Каден, 1955) — коробочка паракарпная верхняя, трехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсально.

Vitaceae — ягода верхняя (ува), синкарпная, двучленная, голая, сочная.

Zygophyllaceae — коробочка, костянка или дробный плод, синкарпные, верхние:
А. коробочка: I. пятичленная, голая, вскрывающаяся дорсивентрилатерально — *Zygophyllum*,
II. трех- четырехчленная, голая, вскрывающаяся септицидно-латерально — *Tetradiclis*,
III. трехчленная, с покрывалом, вскрывающаяся дорсивентрально — *Peganum*.
Б. костянка трехчленная, с покрывалом — *Nitraria*,
В. дробный плод пятичленный, голый — *Tribulus*.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1951). Развитие цветка и плода у жимолостных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII. Морфология и анатомия растений, II. — Артюшенко З. Т. и И. Н. Коновалов. (1951). Морфология плодов типа орех и орешек. Тр. БИН АН СССР, сер. VII. Морфология и анатомия растений, II. — Бутков А. Я. (1953). Сем. LIII. *Ranunculaceae* — Лютиковые. Флора Узбекистана, II. — Вісюліна О. Д. (1953). Родина Жовтецеві — *Ranunculaceae* Juss. Флора УРСР, V. — Вихирева В. В. (1952). Морфолого-анатомическое исследование плодов крушиновых. Тр. БИН АН СССР, сер. VII. Морфология и анатомия растений, III. — Гамаюнова А. П. (1961). Сем. XLVII. Лютиковые — *Ranunculaceae* Juss. Флора Казахстана, IV. — Голова Т. П. (1955), Сравнительно-морфологическое исследование плодов сорных сложноцветных СССР. Автореферат. — Гроссгейм А. А. (1950). Флора Кавказа. 2-е изд., IV. — Каден Н. Н. (1947а). К вопросу о ложных плодах. Вестн. МГУ, 12. — Каден Н. Н. (1947б). Генетическая классификация плодов. Вестн. МГУ, 12. — Каден Н. Н. (1951). Плоды и семена среднерусских кувшинковых и барбарисовых. Бюлл. МОИП, LVI, 5. — Каден Н. Н. (1953). Плоды среднерусских роголистников. Бюлл. МОИП, LVIII, 3. — Каден Н. Н. (1955). Плод. БСЭ, 2-е изд., 33. — Каден Н. Н. (1961а). О подтипах зерновки. Сб.: Морфогенез растений, II. — Каден Н. Н. (1961б). Морфогенез зерновки. В сб.: Морфогенез растений, II. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрывания плодов. Бот. журн., 4. — Каден Н. Н. (1964а). К вопросу о дробных плодах. Бот. журн., 7. — Каден Н. Н. (1964б). Морфология плодов гераниевых. Научн. докл. высшей школы. Биолог. науки, 2.— Каден Н. Н. (1964в). Еще о способах вскрывания плодов. Бот. журн., 12. — Каден Н. Н. и Т. П. Закалюкина. (1965). Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных. Вестн. МГУ, 2. — Каден Н. Н. и В. П. Лановая. (1963). Морфология гинецея и плода герани. Науч. докл. высшей школы. Биолог. науки, 4. — Каден Н. Н. и С. А. Смирнова. (1964). К морфологии плодов норичниковых. Бюлл. МОИП, LXIX, 3. — Каден Н. Н. и В. Н. Тихомиров. (1954). К вопросу о морфологии завязи и плода зонтичных. Бюлл. МОИП, LIX, 3. — Колаковский А. А. (1939). Флора Абхазии, II. — Комарницкий Н. А. (1958). Морфология растений. В кн.: Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. Ботаника для педагогических институтов и университетов, 6-е изд., 1. — Комаров В. Л. (1937). Сем. LXIII. Лютиковые — *Ranunculaceae* Juss. Флора СССР, VII. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. — Максимович-Амбодик. (1796). Первоначальная основания Ботаники. 1. — Мишкин В. А. и О. А. Муравьева. (1955). Ключ для определения семейств. Флора Ленинградской области, 1. — Муравьева О. А. (1954). Ключ для определения семейств. В кн.: П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 8-е изд. — Невский С. А. (1940). Сем. XLIV. *Ranunculaceae* — Лютиковые. В кн.: П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 7-е изд. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тихомиров В. Н. (1961). Морфогенез плода в семействе *Umbelliferae*. В сб.: Морфогенез растений, II. МГУ. — Фаворский В. И. (1914). Краткий курс морфологии цветковых. — Флора СССР. (1934—1963). I—XXVIII и XXX. — Шпота Е. И. (1955). Семейство 2. Лютиковые — *Ranunculaceae* Juss. Флора Киргизской ССР, VI. — Яковлев М. С. (1932). О раскрывании бобов рода *Trifolium* L. Бот. журн. СССР, 1. — Eichler A. W. (1875, 1878). Blütendiagramme construiert und erläutert. I, II. — Engler A. u. K. Prantl. (1887—1895). Die natürlichen Pflanzenfamilien. II, III. — Le Maout E. et J. Decaisne. (1868). Traité général de botanique descriptive et analytique.

Московский
государственный университет.

THE FRUIT TYPES OF PLANTS INHABITING THE MIDDLE ZONE OF THE EUROPEAN PART OF THE U.S.S.R.

By N. N. Kaden

SUMMARY

In the manuals of Plant Morphology and Taxonomy different names are used to denote the same fruits. The author proposes the names for fruit types and subtypes represented in all the genera of the 115 families of plants indigenous to the Middle Zone of the European part of the U.S.S.R. These names could serve as a basis for the standardization of the carpological nomenclature.

УДК 575.41 : 633.11

М. Г. Агаев

ИССЛЕДОВАНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА У ЯРОВЫХ ПШЕНИЦ

(Получено 8 XII 1964)

Изучение естественного отбора проводилось главным образом по конечным его результатам; в настоящее время первостепенное значение имеют экспериментальные исследования естественного отбора в процессе его действия.

В данной статье приводятся краткие итоги первого экспериментального исследования действия естественного отбора у яровых мягких пшениц *Triticum vulgare* Host в условиях первичного осеннего посева. Она преследует цель доказать, что в мономорфных сортовых популяциях яровых хлебных злаков в условиях необычного осеннего посева начиная с первого года опытов происходит естественный отбор наиболее длиннодневных яровых растений.[1]

Материалом для исследования служили мономорфные популяции выровненных чистолинейных сортов яровой мягкой пшеницы ('Грекум 289', 'Диамант', 'Мильтурум 321' и др.), каждый из которых в обычных условиях среды образует одну морфобиологическую группу. Подопытные популяции отличались друг от друга по скороспелости, реакции на длину дня и по другим своим особенностям. Семенной материал был получен из Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства, а затем подготовлялся автором. Осенние посевы производились семенами типичных для каждого сорта растений, колосья которых с целью устранения переопыления сразу после колошения изолировались мешочками из целлофана. Морфобиологические особенности растений подопытных сортов изучались как в оптимальных условиях, так и в условиях, отклоняющихся от оптимума. В 1954—1956 гг. опыты проводились в г. Пушкине Ленинградской области, а в 1957—1962 гг. — в г. Махачкале Дагестанской АССР, в трех повторностях на тщательно обработанных грядках. В опытах выяснялись следующие вопросы: 1) происходит ли естественный отбор сортовых популяций яровой мягкой пшеницы при их первичном осеннем посеве; 2) происходит ли естественный отбор растений в пределах популяций выровненных чистолинейных сортов и 3) какие именно растения яровой мягкой пшеницы при первичном осеннем посеве элиминируются, какие выживают и почему.

Выбор объекта и конкретных вопросов для экспериментального исследования определялся необходимостью внести ясность в дискуссионный вопрос о действии естественного отбора в опытах по переделке яровых злаков в озимые способом Т. Д. Лысенко (1952).[2] При этом учитывалось, что, несмотря на большое число работ, посвященных переделке яровых злаков в озимые, до настоящего времени совершенно отсутствуют экспериментальные данные о действии и роли естественного отбора в этом процессе.

Установлено, что при первичном осеннем посеве яровых пшениц перезимовывают лишь единичные растения с типично яровой природой (Федоров, 1955а, 1955б, 1959а; Омаров, 1956а, 1956б, и др.). Однако вопрос о том, «почему именно и какие растения переживали первую зимовку» (Завадский, 1954 : 12), до сих пор не исследован. Кроме того, не выяснено, с какого момента начинает действовать естественный отбор в опытах по переделке яровых злаков в озимые. Поэтому в настоящее время по этим вопросам в литературе существуют противоположные и фактически необоснованные взгляды.

Многие исследователи (Хитринский, 1939 г., 1954, 1957; Федоров, 1955а, 1955б, 1956а, 1959 а, и др.) действие и роль естественного отбора в опытах по получению озимых растений из яровых не только не выясняют, но и не учитывают. Д. С. Омаров (1956а, 1956б) в результате своих наблюдений пришел к выводу, что перезимовка единичных растений яровых пшениц при первичном осеннем посеве зависит от комплекса микроусловий, случайно складывающихся вокруг растений в пределах опытных делянок. Однако роль морфобиологических различий растений в пределах чистолинейных сортов яровой пшеницы для перезимовки и в работах Омарова осталась неизученной и нераскрытой.

Согласно А. Т. Трухиновой (1957), действие естественного отбора в опытах по переделке яровых злаков в озимые начинается не с первичного осеннего посева, а значительно позднее, т. е. после возникновения озимых форм растений — с третьего или четвертого года осеннего посева.

Попытки подавляющего большинства исследователей, занимающихся переделкой сортовых популяций, отрицать действие естественного отбора в этом процессе или умалить его эволюционную роль основаны на ряде ошибок. Среди них немаловажное место занимает сведéние широкого вопроса о действии естественного отбора при преобразовании незимующих яровых популяций в устойчиво зимующие популяции к узкому вопросу об отборе озимых форм растений. При таком узком понимании сути данного вопроса многие важные аспекты естественного отбора остаются вне поля зрения исследователей, что неизбежно ведет к неправильной оценке его роли. Так, например, незимующие яровые популяции после первых осенних посевов сначала превращаются в зимующие популяции типа двуручек. В результате последующих осенних посевов у одних видов зимующие популяции типа двуручек превращаются (частично или полностью) в озимые популяции, а у других видов переделка останавливается на первом этапе, т. е. зимующие популяции типа двуручек не превращаются в озимые популяции. Это говорит о необходимости исследования действия естественного отбора как на первом, так и на втором этапе переделки незимующих популяций в устойчиво зимующие.

К. М. Завадский (1954) и В. В. Скрипчинский (1955, 1957а) полагают, что в рассматриваемых опытах естественный отбор действует начиная с первичного осеннего посева. Однако авторы не приводят фактический материал, который мог бы подтвердить высказанную ими правильную мысль.

Следует иметь в виду, что, с одной стороны, никто из авторов, занимавшихся изучением переделки яровых злаков в озимые, теоретически не отрицает объективность и эволюционную роль естественного отбора и, с другой стороны, никто из них до сих пор в своих исследованиях практически не учитывал действие и роль естественного отбора.

---

[1] Мономорфными сортовыми популяциями мы называем популяции выровненных селекционных сортов в отличие от полиморфных сортовых популяций, представляющих популяции невыровненных местных сортов.

[2] Как известно, опыты такого рода проводятся в природной обстановке, поэтому их результаты обусловлены совместным действием всех факторов эволюции. Данные нашего исследования посвящены экспериментальному изучению процесса микроэволюции: итогом так называемой переделки яровых растений в озимые фактически является адаптивное преобразование популяций, т. е. эволюция незимующих яровых популяций в успешно зимующие популяции. Переделка незимующих популяций в успешно зимующие может служить хорошей моделью для исследования процесса микроэволюции в природной обстановке.

Необходимость изучения естественного отбора растений в рассматриваемых исследованиях вытекает из ряда обстоятельств. Прежде всего в пределах всех популяций, в том числе и весьма выровненных чистолинейных сортов, всегда существует разнородность растений, хотя бы скрытого типа (Агаев, все работы: 1957—1963), которая не может не служить материалом для действия естественного отбора в условиях необычного осеннего посева сортов. Однако никто и никогда не учитывал роль мельчайших групповых и индивидуальных различий растений в сортовых популяциях яровых пшениц при их переделке в успешно зимующие популяции путем многократного осеннего посева. Наличие внутрисортовой разнородности растений не может не придать гибели растений яровых пшениц при осеннем посеве избирательного характера. И, наконец, растения зимующих популяций пшениц, получаемые путем переделки яровых, изменены не только физиологически, они обладают и приспособленностью к условиям осеннего посева, что несомненно является результатом творческой роли естественного отбора.

Для выяснения вопроса, происходит ли естественный отбор популяций яровой мягкой пшеницы в условиях необычного срока посева, производились осенние посевы мономорфных чистолинейных сортов в три срока, а весной подсчитывался процент перезимовавших растений. Такие опыты повторялись многократно на севере и юге СССР. Они дали результаты, представленные в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Зависимость перезимовки яровой мягкой пшеницы при первичном осеннем посеве от сорта, срока и места посева

Сорт	Место проведения опытов											
	г. Пушкин						г. Махачкала					
	1954—1955 гг.			1955—1956 гг.			1957—1958 гг.			1958—1959 гг.		
	сроки посева	число растений осенью	% перезимовавших растений	сроки посева	число растений осенью	% перезимовавших растений	сроки посева	число растений осенью	% перезимовавших растений	сроки посева	число растений осенью	% перезимовавших растений
'Грекум 289'	30 VIII	655	0.0	31 VIII	658	0.0	2 IX	135	0.0	2 IX	138	0.0
	9 IX	654	0.0	10 IX	658	0.0	8 X	126	3.2	2 X	145	6.9
	24 IX	650	0.0	25 IX	652	0.0	2 XI	122	90.0	2 XI	140	95.0
'Диамант'	30 VIII	639	0.0	31 VIII	642	0.0	2 IX	132	12.1	2 IX	135	17.9
	9 IX	630	0.9	10 IX	629	0.0	8 X	126	75.4	2 X	147	85.7
	24 IX	612	4.2	25 IX	617	1.4	2 XI	130	97.1	2 XI	139	100.0
'Мильтурум 321'	30 VIII	225	3.0	31 VIII	223	0.9	2 IX	143	100.0	2 IX	138	100.0
	9 IX	218	7.8	10 IX	215	3.2	8 X	149	100.0	2 X	140	100.0
	24 IX	205	23.5	25 IX	209	13.4	2 XI	152	100.0	2 XI	133	100.0

Из данных табл. 1 следует, что популяции выровненных чистолинейных сортов яровых мягких пшениц при осеннем посеве резко отличаются друг от друга по возможности перезимовки. При первичном раннеосеннем посеве в Ленинградской области сорта яровых мягких пшениц часто распадаются на две группы. Растения сортов первой группы в той или иной степени способны перезимовывать при осеннем посеве. Наиболее типичным представителем этой группы является сорт 'Мильтурум 321'. Растения сортов второй группы при осеннем посеве на севере СССР, как правило, полностью элиминируются. К ним относятся: 'Грекум 289', 'Диамант', 'Лютесценс 62' и многие другие. В годы с благоприятными для перезимовки условиями, а также при позднеосеннем посеве возможна перезимовка единичных растений у некоторых сортов второй группы ('Диамант', 'Лютесценс 62' и др.). Поэтому иногда наблюдается дифференциация сортов на три группы.

На юге СССР (Дагестанская АССР) при раннеосеннем посеве сорта яровых мягких пшениц по характеру перезимовки образуют три группы. Сорта первой группы ('Мильтурум 321', 'Цирама') перезимовывают на 100%, т. е. ведут себя как настоящие двуручки. Растения ряда сортов ('Грекум 289', 'Новинка', 'Прелюд') не перезимовывают. Многие сорта ('Гражучай', 'Китченер', 'Диамант', 'Лютесценс 62') образуют промежуточную группу, которая по степени перезимовки стоит между выше отмеченными двумя группами сортов.

Как видно из табл. 1, на перезимовку яровых мягких пшениц при осеннем посеве сильно влияют условия внешней среды и срок осеннего посева. Однако гибель одних и перезимовка других яровых пшениц при осеннем посеве носят явно выраженный избирательный характер, т. е. в условиях первичного осеннего посева у яровых мягких пшениц происходит групповой естественный отбор наиболее зимостойких морфобиологических групп (сортов).

Закономерность избирательной перезимовки растений яровых пшениц проявляется и в пределах популяций чистолинейных сортов, так как из их посевов одни растения элиминируются, а другие выживают. Причем в пределах сортовых популяций при осеннем посеве элиминируются скороспелые и среднеспелые (со слабой реакцией на осенний короткий день), а выживают наиболее позднеспелые растения (с сильной реакцией на осенний короткий день). Этот вывод вытекает из следующего опыта. Растения выровненного чистолинейного сорта 'Мильтурум 321' выращивались в условиях редкого (30×30 см) посева на богатом агрофоне. При этом в пределах данного сорта проявилась разнородность растений по быстроте развития и форме куста. Отдельно были убраны скороспелые растения с прямостоячим кустом и позднеспелые с развалистым кустом. Затем семена этих зачаточных групп сорта 'Мильтурум 321' были высеяны осенью в г. Пушкине в три срока (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Зависимость перезимовки яровой пшеницы сорта 'Мильтурум 321' от скороспелости растений и срока первичного осеннего посева

Варианты и сроки посева	Число растений осенью	% перезимовавших растений
Данные 1954—1955 гг.		
Посев 30 VIII 1954:		
контроль	225	3.0
скороспелая группа	237	0.0
позднеспелая группа	217	11.9
Посев 9 IX 1954:		
контроль	218	7.8
скороспелая группа	231	0.0
позднеспелая группа	212	27.3
Посев 24 IX 1954:		
контроль	205	23.5
скороспелая группа	222	5.4
позднеспелая группа	203	57.2
Данные 1955—1956 гг.		
Посев 31 VIII 1955:		
контроль	223	0.9
скороспелая группа	239	0.0
позднеспелая группа	225	3.1
Посев 10 IX 1955:		
контроль	215	3.2
скороспелая группа	233	0.0
позднеспелая группа	207	16.9
Посев 25 IX 1955:		
контроль	209	13.4
скороспелая группа	221	3.2
позднеспелая группа	200	41.0

Как видно из табл. 2, растения скороспелой группы сорта 'Мильтурум 321' почти все элиминировались, а растения позднеспелой группы сравнительно хорошо перезимовали.

Следовательно, опыты показывают, что при первичном осеннем посеве чистолинейных сортов яровой мягкой пшеницы происходит борьба за существование растений с неблагоприятными климатическими условиями; в результате этой борьбы скороспелые растения элиминируются, а позднеспелые выживают, т. е. происходит естественный отбор растений по ритму развития.

Возникает вопрос: чем объяснить различное поведение растений яровой мягкой пшеницы в условиях осеннего посева? На этот вопрос позволяют дать ответ результаты наших экспериментов по изучению нормы реакции на длину дня и ритма развития растений подопытных сортов при различных сроках посева (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Поведение сортов яровой пшеницы в условиях различной длины дня в г Пушкине (данные 1956 г.)

Длина дня и сорта яровой пшеницы	Число растений в варианте	Число дней от всходов до начала колошения	% выколосившихся растений
24-часовой день			
'Грекум 289'	120	26	100
'Диамант'	122	32	100
'Мильтурум 321'	116	35	100
12-часовой день			
'Грекум 289'	70	70	100
'Диамант'	66	130	12.1
'Мильтурум 321'	68	—	0.0

Оказалось, что между реакцией сортов яровой мягкой пшеницы на короткий день, быстротой развития в осенний период и способностью к перезимовке имеется четкая зависимость (табл. 3). В частности, сорта яровой пшеницы, способные успешно перезимовывать при первичном осеннем посеве, очень сильно реагируют на короткий день. Сорта же, которые не перезимовывают или плохо перезимовывают, обладают более слабой реакцией на короткий день. Различие сортов по норме реакции на короткий день ясно проявляется при осеннем посеве, так как при этом они развиваются в условиях естественного осеннего короткого дня.

Результаты наших опытов показывают, что довольно близкие по ритму развития в условиях весеннего посева сорта яровых пшениц при посеве в осенний срок очень сильно отличаются друг от друга по целой совокупности морфобиологических признаков, имеющих неодинаковое значение для перезимовки. Так, например, при осеннем посеве растения наших подопытных сортов резко отличались по интенсивности роста, по темпам прохождения фенофаз, способности к дифференциации точек роста и по форме куста. При этом наиболее слабым ростом, медленным развитием и стелющимся кустом обладали особи сорта 'Мильтурум 321'. Эти особенности способствуют закаливанию растений к низким температурам и успешной перезимовке (Туманов, 1940, 1951; Васильев, 1956; Федоров, 1959а). Растения сорта 'Грекум 289', наоборот, при раннеосеннем посеве характеризовались интенсивным ростом, быстрым развитием и прямостоячим кустом. Вот почему они при осеннем посеве даже в Дагестане плохо перезимовывают. Такие сорта, как 'Диамант', 'Китченер' и 'Лютесценс 62', как по морфобиологическим особенностям, так и по способности к перезимовке занимают промежуточное положение между сортами 'Мильтурум 321' и 'Грекум 289'.

Таким образом, различия по реакции на осенний короткий день, интенсивности роста и развития, а также по форме куста обусловливают неодинаковое поведение растений яровых пшениц в условиях первичного осеннего посева. Все эти особенности, определяющие возможность перезимовки яровых пшениц, в свою очередь зависят от нормы их длиннодневной фотопериодической реакции, которая определяет специфику световой стадии развития.

Правильность вышеизложенного объяснения неодинакового поведения различных сортов и зачаточных морфобиологических групп в их пределах у яровых пшениц при первичном осеннем посеве подтверждают также и следующие данные: 1) при позднеосеннем посеве, в связи с резкой задержкой развития, часто успешно перезимовывают растения с относительно слабой реакцией на осенний короткий день (табл. 1 и 2); 2) яровые пшеницы, обладающие резко выраженной реакцией на короткий день, при очень раннеосеннем посеве (в конце лета) даже на юге плохо перезимовывают, что зависит в основном от прохождения световой стадии развития многими растениями до наступления низких температур; 3) яровые пшеницы, получившие в осенний период 24-часовое освещение, почти полностью элиминируются. Причиной этой массовой гибели яровых пшениц под влиянием 24-часового освещения также является быстрое прохождение световой стадии и формирование чувствительных к неблагоприятным условиям репродуктивных органов в осенний период (Агаев, 1958а; Скрипчинский, 1960а); 4) при искусственном укорочении длины дня в осенний период у яровых пшениц очень резко снижается темп прохождения световой стадии, что благоприятствует их более успешной перезимовке (Сапрыгина, 1935 г.; Омаров, 1956а; Хитринский, 1957; Скрипчинский, 1960а); 5) высокая зимостойкость двуручек, отчасти озимых растений и даже многих древесных растений в значительной степени обусловлена их фотопериодической реакцией (Tysdal, 1933; Мошков, 1935, 1961; Rudorf, 1938; Синская, 1946, 1948; Якушева, 1946; Шульц, 1949; Душечкин, 1952; Разумов, 1954, 1957, 1958, 1959, 1961; Разумов и Зайцева, 1958; Федоров, 1954, 1955а, 1956а, 1956б, 1959а, 1959б; Капралова, 1955; Васильев, 1956; Скрипчинский, 1956а, 1956б, 1957б, 1959а, 1959б, 1960а, 1960б, 1960в, 1960г; Агаев, 1958а); 6) потомство однократно перезимовавших яровых мягких пшениц обладает более резко выраженной по сравнению с контрольными растениями длиннодневной фотопериодической реакцией, что, по-видимому, является результатом как естественного отбора наиболее длиннодневных фракций растений в условиях осеннего посева, так и изменения нормы фотопериодической реакции яровых пшениц под влиянием необычного осеннего посева (Федоров, 1955а, 1955б, 1955в, 1956а, 1959а, 1959б; Омаров, 1956а, 1956б; Агаев, 1958а, 1958б, 1960, 1962б).

В специальном опыте, проведенном в 1957—1962 гг. в Махачкале, изучались результаты действия естественного отбора в сортовых популяциях при раннеосеннем посеве. Установлено, что под влиянием естественного отбора сортовые популяции яровых пшениц начинают быстро приспособляться к раннеосеннему посеву. Это выражается в возникновении и усилении у популяций способности к успешной перезимовке, на первых порах при сохранении растениями ярового типа развития и типичной морфологии (табл. 4).

Итак, начиная с первичного осеннего посева, в сортовых популяциях яровых пшениц происходит естественный отбор наиболее приспособленных к перезимовке позднеспелых растений с сильной реакцией на длину дня. Результатом этого является постепенное повышение чувствительности длиннодневной фотопериодической реакции и возникновение способности яровых популяций к успешной перезимовке. Материалом для действия естественного отбора у яровых пшениц при осеннем посеве служит как постоянно существующий в популяциях запас разнородности («мобилизационный резерв»), так и вновь возникающая под влиянием посева в необычный осенний срок разнородность растений. Далее,

ТАБЛИЦА 4

Приспособление сортовых популяций яровой пшеницы к раннеосеннему посеву под влиянием естественного отбора

Сорта	Перезимовка растении (в %)								
	1957—1958 гг.	1958—1959 гг.		1959—1960 гг.		1960—1961 гг.		1961—1962 гг.	
	O_1[1]	К[2]	O_2	К	O_3	К	O_4	К	O_5
'Прелюд'	0.0[3] / 0.0	0.0 / 0.0	0.7[4] / 0.0	0.0 / 0.0	89.5 / 6.4	0.0 / 0.0	11.0 / 0.0	0.0 / 0.0	50.0 / 10.9
'Грекум 289'	0.0 / 0.0	0.0 / 0.0	2.2[4] / 0.0	0.0 / 0.0	100 / 15.0	0.0 / 0.0	45.5 / 15.4	0.0 / 0.0	91.5 / 50.5
'Лютесценс 62'	3.5 / 0.0	6.6 / 0.0	13.1 / 5.9	9.6 / 15.4	100 / 50.0	2.0 / 0.0	81.9 / 21.2	5.0 / 0.0	100 / 80.5
'Диамант'	12.1 / 25.0	17.9 / 33.3	30.7 / 51.1	18.7 / 37.0	100 / 89.6	10.1 / 0.0	97.2 / 31.2	12.0 / 11.1	100 / 96.5
'Мильтурум 321'	100 / 87.5	100 / 90.0	100 / 95.5	100 / 100	100 / 100	100 / 79.7	100 / 91.5	100 / 90.6	100 / 100

после возникновения в результате новообразования озимых мутаций, наряду с отбором по резкости фотопериодической реакции начинается отбор растений и по степени озимости.

Следствием действия естественного отбора и изменчивости яровых пшениц под влиянием многократного осеннего посева является формирование устойчиво зимующих популяций, хорошо приспособленных к осеннему посеву.

Выводы

1. Сорта яровой мягкой пшеницы при осеннем посеве резко отличаются друг от друга по способности к перезимовке. Перезимовывают позднеспелые сорта, обладающие наиболее длиннодневной фотопериодической реакцией.

2. В пределах популяций выровненных чистолинейных сортов яровой мягкой пшеницы существует скрытая разнородность растений (в том числе и по норме фотопериодической реакции), которая четко проявляется в необычных условиях среды.

3. При первичном осеннем посеве в сортовых популяциях яровой мягкой пшеницы происходит естественный отбор наиболее длиннодневных растений, т. е. перезимовывают яровые растения с резко выраженной реакцией на осенний короткий день.

4. У наиболее длиннодневных растений яровой мягкой пшеницы под влиянием осеннего короткого дня процессы роста и развития резко задерживаются, что создает благоприятные условия для образования стелющегося куста и закаливания, которые обусловливают возможность их перезимовки.

5. Следствием естественного отбора и изменения нормы фотопериодической реакции под влиянием осеннего посева является усиление у сортовых популяций яровой пшеницы длиннодневной фотопериодической реакции и формирование у них способности к успешной перезимовке.

---

[1] О — опытный вариант, высеваемый осенью из поколения в поколение.

[2] К — контрольный вариант, высеваемый осенью ежегодно семенами весенней репродукции.

[3] В числителе — процент перезимовавших растений, в знаменателе — процент растений с неповрежденным главным стеблем из числа перезимовавших.

[4] O_2 у 'Прелюд' и 'Грекум 289' получено из семян растений, перезимовавших в позднеосеннем посеве.

6. При переделке незимующих популяций яровых растений в устойчиво зимующие популяции естественный отбор по степени озимости начинается после возникновения озимых мутаций под влиянием необычных осенне-зимних условий.

7. Превращение незимующих популяций в зимующие является результатом совместного действия всех факторов эволюции, среди которых ведущую роль играет естественный отбор.

8. Опыты по адаптивному преобразованию растительных популяций путем многократного посева в необычные сроки могут служить хорошей моделью для экспериментального изучения процесса микроэволюции в природной обстановке.

9. Экспериментирование по получению из незимующих популяций устойчиво зимующих несомненно следует продолжать. При этом необходимо: а) разнообразить объекты исследования, б) усовершенствовать методику исследования и в) учитывать взаимодействие различных факторов эволюции в адаптивном преобразовании популяций.

10. Итоги опытов по изучению адаптивного преобразования растительных популяций при необычных сроках посева не согласуются со взглядами сторонников теории прямого приспособления и убедительно подтверждают дарвиновскую теорию адаптивной эволюции на основе естественного отбора.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. (1957). «Биотип» у самоопылителей как элементарная популяция. Уч. зап. Дагестанск. унив., 1. — Агаев М. Г. (1958а). Морфобиологическая неоднородность внутри сортов хлебных злаков. Диссерт., Л. — Агаев М. Г. (1958б). Изменение реакции сортов яровой пшеницы под влиянием условий развития растений. ДАН СССР, 118, 6. — Агаев М. Г. (1958в). О неоднородности растений яровой пшеницы внутри сорта. Агробиология, 2. — Агаев М. Г. (1960). Изменение морфобиологической характеристики яровой пшеницы под влиянием новых условий выращивания. Уч. зап. Дагестанск. унив., 5. — Агаев М. Г. (1961а). Неоднородность растений чистолинейных сортов пшеницы и сои. В сб.: Межвузовская конференция по экспериментальной генетике, 2. — Агаев М. Г. (1961б). Морфобиологическая неоднородность растений чистолинейных сортов яровой пшеницы и ее значение. Уч. зап. Дагестанск. унив., 7. — Агаев М. Г. (1962а). Внутрисортовая скрытая дифференциация и ее значение. В сб.: Научная сессия Биологического института ЛГУ. — Агаев М. Г. (1962б). К вопросу об изменчивости фотопериодической реакции у растений. ДАН СССР, 145, 5. — Агаев М. Г. (1963). О значении скрытой неоднородности в сортовых популяциях для селекции. В сб.: Межвузовская конференция «Университеты — сельскому хозяйству». — Васильев И. М. (1956). Зимовка растений. — Душечкин В. Н. (1952). О биологических причинах, определяющих зимостойкость многолетних злаковых трав. ДАН СССР, 85, 1. — Завадский К. М. (1954). К вопросу о понимании перехода «старой» наследственности в «новую». Вестн. ЛГУ, 4. — Капралова Т. И. (1955). Исследование особенностей стадийного развития клевера красного. Диссерт., Л. — Лысенко Т. Д. (1952). Превращение незимующих яровых сортов в зимостойкие озимые. Агробиология, 6-е изд. — Мошков Б. С. (1935). Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 3, 6. — Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Омаров Д. С. (1956а). Изменение яровых мягких пшениц в озимые в условиях Ленинградской области. Диссерт., Л. — Омаров Д. С. (1956б). О природе единичных растений яровой пшеницы, перенесших первую зимовку. Агробиология, 3. — Разумов В. И. (1954). Среда и особенности развития растений. — Разумов В. И. (1957). К итогам исследований по теории стадийного развития. Агробиология, 5. — Разумов В. И. (1958). Новое в теории стадийного развития. Биология в школе, 1. — Разумов В. И. (1959). Современное состояние теории стадийного развития растений. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Разумов В. И., Л. А. Зайцева. (1958). Особенности развития многолетних трав. Бюлл. ВИРа, 4. — Синская Е. Н. (1946). К вопросу о «растительной конституции» и выражающих ее признаках. Журн. общ. биолог., 7, 2. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Скрипчинский В. В. (1955). Превращение озимых злаков в яровые и яровых в озимые в свете учения Ч. Дарвина. Бот. журн., 1. — Скрипчинский В. В. (1956а). Некоторые особенности стадийного развития различных сортов ячменя, обеспечивающие возможность их перезимовки. ДАН СССР, 109, 6. — Скрипчинский В. В. (1956б). Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина. II. Эволюция, «стадийность» и жизненные фазы растений. Бюлл МОИП, отд. биолог., 61, 5 — Скрипчинский В. В. (1957а). Еще раз о превращении озимых злаков в яровые и яровых в озимые в свете учения Ч. Дарвина. Бот. журн., 4. — Скрипчинский В. В. (1957б). Приспособительные реакции, регулирующие процессы развития высших растений. Сб.: «Де-

легатский съезд ВБО», секция 2. — Скрипчинский В. В. (1959а). Биологические особенности и перспективы использования озимых и яровых форм многолетней ржи. ДАН СССР, 129, 3. — Скрипчинский В. В. (1959б). Приспособительные реакции, регулирующие процессы роста и развития растений в свете общих закономерностей онтогенеза. В сб.: Итоги и перспективы исследований развития растений. — Скрипчинский В. В. (1960а). Особенности развития и зимостойкость некоторых яровых сортов пшеницы в связи с их фотопериодической реакцией. ДАН СССР, 130, 4. — Скрипчинский В. В. (1960б). Приспособительное значение фотопериодической реакции некоторых злаков и ее эволюционное возникновение. В сб.: Вопросы ботаники, 3. — Скрипчинский В. В. (1960в). Приспособления многолетних кустовых злаков к переживанию зимних морозов и летней засухи. В сб.: Физиология устойчивости растений. — Скрипчинский В. В. (1960г). Фотопериодическая реакция побегов отрастания многолетних кустовых злаков на сокращающийся летне-осенний день и ее значение для перезимовки растений. Тр. Ставропольск. с.-х. инст., 9. — Трухинова А. Т. (1957). Рецензия на статью В. В. Скрипчинского (1955) «Превращение озимых злаков в яровые и яровых в озимые в свете учения Ч. Дарвина». Бот. журн., 3. — Туманов И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. — Туманов И. И. (1951). Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений.—Федоров А. К. (1954). К вопросу о биологии развития ячменя 'Паллидум 17' (двуручка). ДАН СССР, 98, 5. — Федоров А. К. (1955а). Биология развития некоторых зимующих растений и их экспериментальное получение из яровых. Автореферат диссерт. — Федоров А. К. (1955б). О значении света для изменения яровых растений при первичном осеннем посеве. ДАН СССР, 102, 5. — Федоров А. К. (1955в). Анализ изменений в потомстве растений от вторичного осеннего посева при превращении яровой пшеницы в озимую. ДАН СССР, 104, 4. — Федоров А. К. (1956а). О биологии развития растений двуручек и их экспериментальном получении. Журн. общ. биолог., 17, 6. — Федоров А. К. (1956б). Некоторые особенности световой стадии озимых растений в связи с их зимостойкостью. ДАН СССР, 107, 4. — Федоров А. К. (1959а). Особенности развития зимующих растений. — Федоров А. К. (1959б). Двуручки и изменение растений под влиянием внешних условий. В сб.: Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов, 2. — Хитринский В. Ф. (1954). Направленное изменение наследственности яровой пшеницы в озимую. Агробиология, 1. — Хитринский В. Ф. (1957). Значение света для формирования зимостойкости и озимости у яровой ржи и пшеницы. Агробиология, 6. — Шульц Г. Э. (1949). Роль длинного летнего северного дня в снижении зимостойкости красного клевера. ДАН СССР, 66, 4. — Якушева Е. И. (1946). Морозостойкость клевера и люцерны в связи с условиями выращивания растений в предыдущий вегетационный период. В сб.: Совещание по физиологии растений, 2. — Rudorf W. (1938). Keimstimmung und photoperiode in ihrer Bedeutung für die Kälteexistenz. Züchter, 9/11. — Tysdal H. M. (1933). Influence of light, temperature and soil moisture on the hardening process in alfalfa. Journ. Agr. Research, 46, 6.

Ленинградский
государственный университет.

THE EXPERIENCE OF STUDYING NATURAL SELECTION IN SPRING WHEATS

By M. G. Agayev

SUMMARY

When the seeds of varietal populations of spring soft wheat are sown in unusual time, in autumn, the natural selection of the most adaptable spring plants takes place: those plants survive, the development of which is the slowest. As the result of autumn sowing, repeated through several generations, the natural selection transforms the varietal populations almost incapable of overwintering into populations with stable winter-hardiness. This adaptive transformation can serve as a good model for studying microevolution under natural environment.

УДК 581.55

А. А. Ниценко

О ФИТОЦЕНОТИПАХ

(Получено 8 I 1965)

Понятие «фитоценотип» давно существует в геоботанике и упоминается в капитальных сводках и учебниках. Однако определения этого понятия фактически нет. Разные исследователи подразумевают под фитоценотипами совершенно различные вещи, а те немногие авторы, которые формулируют определение, в дальнейшем трактуют фитоценотипы в противоречии с ими же данной формулировкой, как это будет показано ниже.

Нет нужды давать подробный обзор фитоценотипов, выделявшихся разными авторами, поскольку такие обзоры имеются в литературе (Быков, 1957, Лавренко, 1959). Надо лишь подчеркнуть, что в трактовке фитоценотипов ясно выделяется несколько направлений; авторы же обзоров ограничиваются изложением различных классификаций, но не сопоставляют их и не группируют по направлениям. Таких направлений в общем три. Одно понимание фитоценотипов восходит к Высоцкому и Пачоскому, другое — к Гордягину, и третье — позднейшее (впрочем, не все авторы называют свои фитоценотипы этим термином). Забегая вперед, скажу, что первые два направления мне представляются одинаково правомерными и имеющими право на существование, третье же должно быть отброшено.

Согласно первой точке зрения, фитоценотип есть объединение определенных видов; каждый вид может относиться только к одному фитоценотипу, где бы он ни произрастал. Г. Н. Высоцкий (1915) относил все многолетники к превалидам, а однолетники — к ингредиентам, а далее разделял их по типам корневых систем. То же делал и Пачоский (1917), хотя и применял другие термины, а также несколько детализировавший эту систему А. П. Ильинский (1921). Эти авторы не употребляли термина «фитоценотип», однако в упомянутых обзорах их классификации разбираются под рубрикой «фитоценотипы». Термин «ценотип» был впервые употреблен Л. Г. Раменским (1938 и др.), который исходил из того же понимания, так как его категории «виолентов» и «эксплерентов» тоже относятся к видам или внутривидовым формам в целом. Таким образом, согласно первой точке зрения, виды относятся к тому или другому фитоценотипу на основании тех постоянных и присущих всем особям свойств, которые определяют их конкурентную способность и их потенциальную возможность занять те или другие позиции в растительном покрове при равных условиях. Ни один вид не может относиться к двум фитоценотипам.

Согласно второй точке зрения, фитоценотип — понятие, относящееся не к видам, а к популяциям различных видов в различных условиях. Один и тот же вид, следовательно, может относиться к разным фитоценотипам в зависимости от роли, которую играет вся совокупность особей данного вида в рассматриваемом сообществе (или группе сообществ, ассоциации и т. д.). Однако надо подчеркнуть, что авторы, стоявшие на этой точке зрения, исходили именно из роли популяции в жизни сообщества — из ее средообразующего воздействия, степени ее влияния на популяции других видов и т. п. Поэтому понятие фитоценотипа не теряло глубины; фитоценотип не приравнивался к чисто количественной градации обилия или массы данного вида, и анализ состава фитоценотипов помогал познанию закономерностей жизни и динамики сообщества.

На этих позициях стояли В. Н. Сукачев и Г. И. Поплавская (Сукачев, 1928), назвавшие свои категории «фитосоциологическими типами». Они различали в сообществах эдификаторы и ассектаторы по степени их определяющего влияния на состав и сложение ценоза и вместе с тем установили такие категории, как виды эдификаторофилы и эдификаторофобы (т. е. по месту в системе взаимовлияний независимо от обилия), виды автохтонные и дегрессивные (т. е. по месту в динамике сообщества, опять-таки независимо от обилия), виды случайные и т. д. Соколов (1927) выделял, кроме того, виды автохтонные и антропогенные, а также различал виды прогрессивные, регрессивные и устойчивые в данном сообществе, т. е. снова по их месту в динамике.

Этот автор дает и определение понятия: «фитоценотип» есть совокупность индивидов, обладающих однородными фитоценотическими свойствами». Определение, однако, расходится с трактовкой, так как речь идет не о свойствах, а о позиции в данный момент. Согласно данному им определению, автор должен был бы понимать фитоценотипы, исходя из первой точки зрения, а не второй, ибо сходными фитоценотическими свойствами обладают виды и группы видов. А будет ли вид в данном ценозе антропогенным или автохтонным, прогрессивным или регрессивным зависит не от его свойств как таковых, а от равнодействующей между свойствами и условиями их проявления в данных обстоятельствах. Если даже один и тот же вид может оказаться в одном сообществе регрессивным, а в другом — устойчивым, то тем более нельзя говорить в целом о типе, например, регрессирующих растений как о совокупности индивидов, обладающих однородными фитоценотическими свойствами, ибо ни одна совокупность не может обладать общим свойством быть во всех ценозах регрессивной или во всех ценозах автохтонной и т. п. Е. И. Рачковская и Т. И. Исаченко (1960) различают в качестве отдельных ценотипов не только эдификаторы и соэдификаторы, но и доминанты (виды, имеющие большое обилие, но не являющиеся основными строителями ценоза), а также характерные виды (здесь уже выступает критерий специфичности вида для сообщества данного типа). М. В. Марков (1958), отказываясь от терминов «эдификаторы» и «соэдификаторы», употребляет термины «доминанты» и «содоминанты», следуя А. Я. Гордягину. Однако он специально оговаривает, что это не градации обилия, а категории, определяемые степенью участия вида в создании фитосреды и соподчиненностью в общей системе взаимовлияний. Таким образом, Марков и Гордягин по существу понимают доминирование не как формальный признак преобладания по весу или обилию, а как степень влияния на главные особенности сообщества; доминант в их понимании — синоним эдификатора. Следовательно, эта трактовка фитоценотипов в принципе не расходится с трактовкой Сукачева.

К этой же линии примыкают категории, установленные Браун-Бланкэ и Павильяром (Braun-Blanquet et Pavillard, 1925) — виды-строители сообщества, виды сохраняющие, виды разрушающие и т. д. На промежуточной позиции между первой и второй точкой зрения стоит Б. А. Быков (1957), который выделяет эдификаторы (доминанты) и субэдификаторы (кондоминанты) по их роли в данном сообществе, а далее разделяет эти категории на коннекторы, дензекторы и т. п., исходя уже из формы роста, свойственной виду в целом, независимо от сообщества.

Как уже подчеркивалось, все авторы, стоящие на второй точке зрения, не ставят знака равенства между ролью популяции в ценозе и обилием. Марков специально указывает, что доминанты и содоминанты в его понимании могут в отдельных случаях и не превосходить обилием другие виды. Соколов пишет, что эдификаторы и субэдификаторы обычно превалируют по массе; если обычно, стало быть, не всегда. Рачковская и Исаченко особо выделяют доминанты как виды, имеющие большое обилие, но не являющиеся эдификаторами или соэдификаторами. Сукачев прямо этого вопроса не ставит, но пишет, что для того чтобы установить, какие виды в сообществах являются эдификаторами, ассектаторами, случайными и т. д., необходимы длительные стационарные и опытные работы. Отсюда ясно, что он отнюдь не отождествляет этих категорий с градациями обилия, так как последние легко установить при самом беглом описании.

Наконец, третья точка зрения представлена в некоторых недавних работах, например, Л. И. Номоконова (1958), И. Х. Блюменталя и Л. А. Кириковой (1960). Эти авторы понимают фитоценотипы как синоним градаций обилия в данном фитоценозе (или группе фитоценозов). Правда, при этом оговаривается, что отнесение популяций к той или другой группе производится с учетом их роли в составе и сложении ценоза. Но фактически под ролью подразумевается не степень и характер влияния этих видов на состав и сложение, а только участие их самих в данный момент. Это особенно ясно видно из таблицы-определителя, приводимой Номоконовым. Так, к эдификаторам формации рекомендуется относить виды постоянные и имеющие обилие от об^2 до сплошного; к соэдификаторам 2-го ранга: 1) виды постоянные или относительно постоянные с отметками везде не ниже об^1, 2) виды постоянные с отметками преимущественно рс; к ассектаторам 3-го ранга: 1) виды, встречающиеся не постоянно, а редко или часто, но с отметками об^1, 2) виды относительно постоянные с отметкой рс. Это чисто механическая система. Подобной же техники выделения фитоценотипов придерживаются Блюменталь и Кирикова. Впрочем, они пишут, что фитоценотипы выделяются ими по суммарному обилию с учетом экологии и биологии вида. Однако на самом деле, хотя для многих групп даются экологические характеристики и анализы, но это делается постфактум, для уже выделенных категорий. В самом же выделении экология совершенно не учитывается; критерием служат только одни суммарные обилия.

Таким образом, три направления в понимании фитоценотипов и применении этого термина намечаются довольно ясно. Многообразие создает здесь определенные трудности, и было бы весьма желательно внести ясность в этот вопрос. Именно из этих соображений я позволю себе высказать свою личную точку зрения.

1. Термин «фитоценотип» лучше удержать за понятием в смысле Высоцкого—Пачоского, т. е. понимать фитоценотип как объединение видов. Эти виды должны быть сходны по конкурентным

свойствам и характеру взаимовлияний с той или другой средой, теми или другими растениями. При прочих равных условиях и сходном составе окружающих растений они занимают сходные фитоценотические позиции и обладают сходной средообразующей ролью и в общем сходным обилием и ритмами развития. Но в разных условиях их природные свойства проявляются различно. Сходны не их позиции во всех сообществах, где они присутствуют, а их потенциальные возможности занять те или иные позиции при данных условиях.

2. Понятие фитоценотипа в смысле Гордягина—Сукачева безусловно не менее необходимо в геоботанике, нежели предыдущее, но, может быть, не следует называть эти категории фитоценотипами. Это скорее типы фитоценотических позиций. Конечно, анализ фитоценотических позиций различных видов в конкретных фитоценозах или ассоциациях и формациях (т. е. в рамках определенных условий) чрезвычайно важен и дает множество ключей к пониманию истории растительности, закономерностей ее развития и ее связей с условиями среды. Быть может, можно назвать эти фитоценотипы «популяционными фитоценотипами», а фитоценотипы в первом смысле — «видовыми фитоценотипами». Точное ограничение употребления терминов во всяком случае необходимо, так как и в этом отношении нет единообразия. Раменский пишет о «ценотипах», Сукачев — о «фитоценотических типах», Быков, Соколов и Лавренко — о «фитоценотипах», а в последней работе Рачковской и Исаченко уже введено два понятия — «ценотипы» в смысле фитоценотипов и «фитоценологические типы» в совершенно другом значении.

3. Применение названия «фитоценотип» к градациям обилия крайне нежелательно. При этом формально выделенным категориям присваивается наименование, обозначающее гораздо более глубокое аналитическое понятие, и это только вводит в заблуждение. Понятно, что измерение обилия, массы и других количественных показателей — необходимо. Ряд авторов, цитированных выше, справедливо подчеркивали, что без этого нельзя выделить и настоящие фитоценотипы. Однако сами по себе градации обилия — лишь средство для суждения о более глубоких закономерностях, в частности для анализа фитоценотипов, что тоже подчеркивали и Соколов, и Сукачев, и другие. Но сами по себе степени обилия — отнюдь не фитоценотипы в глубоком понимании. Ведь ясно, что при одном и том же обилии вид может и прогрессировать в ценозе, и регрессировать, быть автохтонным или антропогенным, эдификаторофилом или эдификаторофобом, сильно влиять на соседей своими корневыми выделениями или почти вовсе не влиять. Авторы названных выше работ заявляют, что их классификация фитоценотипов является развитием системы Сукачева. На самом же деле здесь нет ничего общего с очень глубокой системой Сукачева—Поплавской, кроме заимствования некоторых терминов. Рассмотрение наряду с обилием также и постоянства видов в данной ассоциации или формации ничуть не меняет дела, так как учет постоянства в группе ценозов плюс учет обилия в каждом ценозе дает не что иное, как общее среднее обилие для группы в целом.

4. Основными критериями для выделения фитоценотипов (здесь и везде далее под фитоценотипами будут подразумеваться только фитоценотипы в первом смысле, т. е. видовые) должны являться: сильные и слабые стороны в конкурентной способности, обусловленные биологией данного вида, его требованиями к среде, характером и быстротой роста и т. д.; характер и способы его влияния на среду, также, разумеется, обусловленные наследственной природой данного вида; характер и способы влияния на соседей. Полный анализ всех элементов этой системы дал Марков (1958), однако систему фитоценотипов он набросал гораздо более общую, справедливо ссылаясь на сложность вопроса. Мне кажется, что при современном состоянии вопроса можно попытаться дать более развернутую классификацию фитоценотипов.

Подобная попытка и осуществляется в настоящей статье. Однако приходится учитывать, что вопрос действительно очень сложен и что один

и тот же вид может выступать в разном качестве не только в разных сообществах, но и в разных географических областях. Поэтому говорить о потенциальных возможностях можно в сущности лишь в пределах одной климатической области; при переходе в другие климатические условия сильные и слабые места вида могут уже не играть идентичной роли. Поэтому предлагаемая схема должна рассматриваться как пригодная лишь для лесной, а скорее даже для хвойно-лесной зоны европейской части СССР.

Разумеется, предлагаемую нами систематику можно считать лишь предварительной. Во-первых, нельзя провести точных границ между такими понятиями, как слабый и сильный эдификатор, доминант и спутник и т. п., так как фитоценотическая роль растения не может быть выражена в каких-либо единицах измерения. Поэтому здесь неизбежен известный момент условности. Во-вторых, представления различных исследователей о том или другом растении могут не совпадать, особенно если они работали в разных географических областях или занимались разными типами растительности. Сказанное особенно относится к низшим рангам предлагаемой системы; если о группе фитоценотипов судить все-таки легче, то в распределении видов на подгруппы и типы нельзя обойтись без некоторой субъективности.

Поскольку фитоценотипы понимаются в смысле Высоцкого—Пачоского, то виды разделяются не по их фактической роли в том или другом сообществе, а по их потенциальной способности играть определенную роль при благоприятных условиях (по-видимому, главным образом в центре экологической амплитуды данного вида). Следовательно, эдификаторы — это виды, способные благодаря своим природным свойствам играть роль эдификаторов, но это вовсе не значит, что данный вид фактически господствует в любом сообществе, где он присутствует. Он может не быть обильным и даже вообще составлять единичную примесь. Быть может, лучше было бы вообще применить здесь иную терминологию, а именно — термины в духе «патиентов» и «виолентов» Раменского. Но такие искусственные термины редко прививаются, а термины «эдификатор» и «доминант» давно уже стали привычными, хотя и применялись большей частью к популяционным фитоценотипам, а не видовым. Возможно, что в будущем удастся найти более удачную терминологию.

Выделяются прежде всего следующие основные группы.

1. Доминанты-эдификаторы первого ранга. Это виды, способные господствовать в главном ярусе (т. е. в ярусе, играющем основную роль в общей системе взаимовлияний) и действительно оказывать решающее влияние на весь строй и состав фитоценоза. Они почти всегда и наиболее обильны (но не абсолютно во всех случаях).

2. Доминанты-эдификаторы второго ранга. Отличаются от предыдущей группы тем, что даже при наибольшем обилии слабее воздействуют на среду и меньше влияют на состав фитоценоза в целом. Но сюда тоже относятся лишь виды главенствующего яруса. Как отмечалось выше, граница между этими двумя группами условна.

3. Доминанты-субэдификаторы (следуя Быкову, который именует субэдификаторами эдификаторы второстепенных ярусов). Они не делятся на ранги, так как в сущности все являются эдификаторами второго ранга, поскольку воздействуют заметным образом лишь в пределах своего яруса. Опять-таки имеются в виду не популяции, играющие эту роль в том или другом конкрентом ценозе, а виды, вообще способные быть эдификаторами второстепенных ярусов при массовом развитии. В других случаях они могут встречаться единично.

4. Доминанты не эдификаторы (в данном случае следуя Рачковской и Исаченко, которые, как уже говорилось, разделяют понятия доминанта и эдификатора, подразумевая под первыми виды обильные, но не играющие ведущей роли). Сюда относятся виды, способные доминировать в основных ярусах тех или других сообществ, но не обладающие способностью столь сильно воздействовать на среду; их нельзя отнести даже к эдификаторам второго ранга. Опять-таки эти виды могут

и не доминировать в каждом конкретном случае, если условия или обстоятельства им этого не позволяют.

5. Субдоминанты в пространстве (следуя Быкову, называющему субдоминантами доминанты второстепенных ярусов). Опять-таки они не являются субэдификаторами.

6. Субдоминанты во времени. Виды, способные доминировать в определенные сезоны. Соответственная группа субэдификаторов во времени отсутствует, так как виды, играющие заметную роль в ценозе лишь в течение короткого периода, естественно, не могут даже при значительном обилии стать эдификаторами хотя бы и второго ранга.

7. Спутники. Сюда относятся все виды, которые вообще встречаются в любых сообществах только единично и рассеянно, никогда не выступая в качестве доминантов (безразлично, эдификаторов или не эдификаторов) ни в основном ярусе, ни в прочих, ни в отдельных аспектах.

Категория случайных видов, естественно, не может найти отражения в данной схеме, поскольку это понятие из области фитоценотических позиций, а не видовых фитоценотипов. Ясно, что ни один вид не может обладать такими природными свойствами, в силу которых он нигде не мог бы произрастать закономерно, а всюду являлся случайным.

Перейдем к характеристике выделенных основных фитоценотипов.

I. Доминанты-эдификаторы первого ранга

Сюда относятся виды, в принципе способные доминировать на любом участке в пределах их потенциальной экологической амплитуды в силу высокой конкурентной способности и мощного воздействия на фитосреду. Это эдификаторы в полном смысле слова; они действительно определяют состав своих спутников, и после их удаления весь состав сообщества меняется. Они делятся на две подгруппы.

А. Постоянные. Не имеют практически никаких «слабых мест» и постоянно образуют длительно существующие сообщества, вытесняя конкурентов. Обычно имеют характерные свиты спутников, приспособленных к создаваемой эдификаторами фитосреде и образующих ясно очерченный исторически сложившийся комплекс. Когда они присутствуют в сообществе в виде примеси, это, как правило, говорит о будущем их господстве, а если примесь носит реликтовый характер — о резкой смене условий. Среди них можно выделить два типа по характеру влияния на среду.

а) Тип ели. Доминируют в силу способности заполнять верхние этажи пространства и определять световой режим и микроклимат для всех нижележащих ярусов. Разумеется, они оказывают также большое влияние на почву своим опадом, воздействуют корневыми выделениями и т. п.

б) Тип сфагновых мхов. Доминируют в силу способности определять эдафические условия и режим корневых систем для вышележащих ярусов, а также динамику субстрата.

Б. Временные. Также обладают мощной способностью воздействия на среду, но имеют определенные слабые места, понижающие их конкурентноспособность. Поэтому они часто доминируют в основных ярусах, но лишь до их вытеснения постоянными доминантами-эдификаторами, при этом нередко более слабыми, даже второго ранга. Вообще надо иметь в виду, что степень воздействия на среду и конкурентная способность — вещи разные; вид может очень легко уступать место другим, но в то же время в течение того краткого периода, пока он господствует, оказывать сильное воздействие на другие виды. После вытеснения виды этой группы часто резко снижают обилие, а иногда исчезают совсем. Как правило, они не имеют исторически выработанных свит. У них есть довольно определенные наборы спутников, но это определяется больше общностью требований у спутников и эдификатора, чем приспособлением спутников к условиям, создаваемым ведущим видом. Однако при удалении временных эди-

фикаторов состав сообщества также сильно меняется. Среди них тоже выделяется два типа.

а) Тип щучки и белоуса. Сильные стороны (определяющие способность доминировать) — способность создавать плотный дерн и этим определять режим корневых систем и возобновление других видов. Слабые места — низкий рост в соединении со светолюбием; другие виды могут перерастать их и затенять. Поэтому они обычно господствуют лишь при наличии сенокошения и пастьбы, когда уничтожаются перерастающие виды.

б) Тип водораздельных ив. Сильная сторона — способность создавать густой полог на некоторой высоте над землей и этим определять микроклимат и световой режим нижних ярусов. Слабое место — недостаточно высокий рост; если более высокие виды не вырубаются, эти временные эдификаторы оказываются постепенно во втором ярусе.

II. Доминанты-эдификаторы второго ранга

Виды с довольно высокой конкурентной мощностью, способные господствовать в главном ярусе. Однако их конкурентноспособность обычно связана не столько с биологическими свойствами в узком смысле, сколько с приспособленностью к специфическим условиям, исключающим более сильных конкурентов (если эдификаторы первого ранга ближе к виолентам в смысле Раменского, то эдификаторы второго ранга в большинстве скорее патиенты). Они определяют среду в меньшей степени, нежели эдификаторы первого ранга, и при их удалении состав сообщества меняется хотя и заметно, но не столь коренным образом; чаще после удаления разрастаются прежние спутники, присутствовавшие в сообществе и ранее. Эта группа также делится на две аналогичные подгруппы.

А. Постоянные. При наличии специфических условий, исключающих господство эдификаторов первого ранга, способны длительно господствовать и в известной степени определять фитосреду, поскольку для данных условий более сильных соперников не находится. Выделяется два типа.

а) Тип черной ольхи и широколиственных пород. Доминируют в силу способности заполнять верхние этажи пространства и в значительной степени определять микроклимат и световой режим. Приспособлены к специфическим условиям увлажнения (черная ольха), либо к эдафическим условиям, в особенности к химизму почвы при данном климате (широколиственные).

б) Тип тростника. Доминируют в силу способности создавать густые заросли в нижних ярусах в постоянных условиях среды, исключающих их перерастание более высокими растениями; также создают густые сплетения корней, мешающие возобновлению других видов, сами разрастаясь в основном вегетативно. Сюда относятся и многие другие водно-болотные виды, развивающиеся в таких условиях, где над ними не образуется более высокого яруса в силу отсутствия деревьев и кустарников, которые выносили бы такое обводнение — *Scirpus lacustris*, *Scolochloa festucacea*, *Glyceria maxima*, *Equisetum heleocharis*, *Comarum palustre*, *Iris pseudacorus*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Butomus umbellatus*, *Menyanthes trifoliata*, *Acorus calamus*.

Б. Временные. Виды, приспособленные к известному временному режиму или временным обстоятельствам, исключающим их вытеснение более мощными (хотя в данном случае, в отличие от предыдущей подгруппы, мощные виды могут расти в данных условиях, но или еще не успели появиться, или им что-то препятствует). Пока длится данный режим, могут господствовать и в известной мере определять фитосреду. Однако обладают слабыми местами и поэтому легко вытесняются более мощными видами при прекращении режима. При этом иногда исчезают, иногда сильно снижают обилие, обычно занимая при этом позиции «эдификаторофобов» в смысле Сукачева. Их остаточная примесь говорит о прошлом наличии определенного режима. Могут быть разделены на четыре типа.

а) Тип березы и кипрея. Доминируют в силу быстрого разрастания на местах с нарушенным покровом, где создаются отдельные пустоты. Сильные стороны — обильная семенная продукция и легкое распространение семян, легкость прорастания (иногда долгое сохранение всхожести, благодаря которому жизнеспособные семена долгие годы лежат в почве до наступления благоприятных условий прорастания), быстрый рост в молодости, позволяющий обгонять другие растения, часто слабая чувствительность к заморозкам, облегчающая заселение открытых мест. Слабые места — светолюбие, вследствие которого они с течением времени уступают место более теневыносливым, у трав — корневищный характер подземных органов, позволяющий быстро разрастаться, но затрудняющий конкуренцию при развитии плотного дерна. Сюда относятся как древесные формы, связанные с вырубками и с зарастанием лугов и залежей (кроме березы, осина, серая ольха и др.), так и корневищные травы, связанные с гарями и вырубками, в большинстве случаев азотолюбы.

б) Тип полевицы обыкновенной и рогоза. Очень близки к предыдущему типу; доминируют в силу способности занимать совершенно открытые участки. Сильные стороны здесь те же; главную роль играет легкость распространения зачатков. Слабые стороны — в основном требовательность к аэрации почвы, обусловленная характером корневой системы. Эти виды связаны или с заброшенными пашнями (полевица обыкновенная), или с искусственными водоемами (рогоз, обычно вытесняемый в дальнейшем тростником, камышем и другими), с возникающими отмелями (пойменные ивы), песчаными насыпями (*Melilotus albus*, *Tanacetum vulgare*, *Pastinaca silvestris*).

в) Тип вереска. Виды второстепенных ярусов, доминирующие в силу способности развиваться также и после удаления доминанта главного яруса. Как ни парадоксально на первый взгляд, но в данном случае их сильной стороной является отсутствие специфической приспособленности к условиям, создаваемым доминантом. Вереск продолжает господствовать и после вырубки сосны именно потому, что он может существовать и без нее.

г) Тип эдификаторов антропогенных режимов. Это в сущности сборный тип, который можно разделить на подтипы. Доминируют в силу приспособленности к определенным режимам и уступают место только при прекращении постоянного воздействия.

Подтип луговых злаков и осок. Их сильная сторона — способность к отрастанию и вегетативному размножению, иногда играет роль раннее обсеменение. Слабые места — неспособность образовывать очень плотный дерн (поэтому с течением времени они вытесняются эдификаторами типа белоуса и щучки), известная требовательность к условиям (вследствие чего исчезают при истощении почвы), низкий рост и светолюбие (поэтому они быстро уступают место деревьям и кустарникам при прекращении режима). Сюда относятся : *Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis*, *Carex vesicaria*, *C. rostrata*, *C. gracilis*, *C. nigra*, *C. panicea*, *C. flava*. Крупные осоки представляют переход к постоянным эдификаторам типа тростника, так как даже на болотах их господство не всегда связано с сенокошением, а иногда с обводненностью субстрата, мешающей развиваться деревьям и кустарникам.

Подтип лопуха и крапивы. Азотолюбивые рудеральные виды; их слабое место — большая требовательность к богатству почвы азотом. Существуют, пока имеются временно обогащенные искусственно созданные участки.

Подтип волоснеца включает песколюбивые виды (псаммофиты), развивающиеся в условиях постоянного заноса песком, обычно связанного со сбоями. Сильное место — способность развиваться в условиях подвижного субстрата, исключающих возможность поселения других видов. Иногда эти условия создаются и не антропогенно.

III. Доминанты-субэдификаторы

А. Постоянные. Развиваются в силу приспособленности к определенным условиям и фитосреде. Эдификаторная роль их не очень мощная, ограниченная высотной ступенью данного яруса, однако они способны вытеснять другие виды в пределах этого яруса. Многие из них при уничтожении главного яруса могут некоторое время господствовать в фитоценозе, смыкаясь таким образом с типом остаточных эдификаторов (вереск), от которых их можно отделить лишь условно. В отношении занимаемых ими фитоценотических позиций относятся преимущественно к эдификаторофилам в смысле Сукачева. После их удаления состав видов в данном ярусе меняется заметно, но все же не слишком значительно, поскольку все виды находятся под влиянием эдификатора главного яруса. Здесь можно выделить три типа.

а) Тип орешника и черемухи. Доминируют в силу способности создавать густое затенение и местный фитоклимат на уровне подлеска.

б) Тип таволги и крупных папоротников. Доминируют в силу способности перерастать другие виды травяного яруса и создавать над ними как бы затеняющий густой надъярус.

в) Тип черники, брусники и лесных осок и злаков. Доминируют в силу способности создавать густые заросли и плотное сплетение подземных частей, не отличаясь высоким ростом. Сюда относятся из трав — *Carex paradoxa*, *Calamagrostis lanceolata* и др.

Б. Временные. Развиваются во временных ассоциациях в силу специфики создавшихся условий, ограничивающих развитие более конкурентно мощных видов, или в силу простой задержки последнего во времени. До вытеснения их постоянными видами оказывают известное влияние на фитосреду. Выделяется два типа.

а) Тип овечьей овсяницы (лесных пастбищников). Доминируют в силу наличия длительного режима, исключающего разрастание других видов. Слабая сторона в данном случае, видимо, медленность вегетативного размножения и слабость семенного.

б) Тип малины. Доминируют в силу быстрого разрастания в нижних ярусах после частичного нарушения и изменения условий. Слабая сторона — требовательность к богатству почвы азотом, поэтому фаза разрастания продолжается до тех пор, пока сохраняется связанное с пожаром или захламлением вырубки повышенное содержание азота.

IV. Доминанты-не эдификаторы

К этой группе относятся виды, способные преобладать в растительном покрове, но очень слабо определяющие среду для других. Обычно они доминируют в условиях, ограничивающих развитие более конкурентноспособных видов, и в большей части относятся к «патиентам» Раменского.

Выше уже говорилось, что понятия эдификатора и доминанта отнюдь не однозначны. Правда, большинство эдификаторов того или иного сообщества (если не все за редкими исключениями) является доминантами. Обратное положение было бы уже неверным: среди доминантов есть как очень сильные эдификаторы, так и очень слабые. В частности, В. Н. Сукачев (1944) указывал на слабость сосны и лиственницы в качестве эдификаторов. К сожалению, у нас нередко считают, что всякий доминант является эдификатором. Между тем критерий, казалось бы, довольно прост: если после удаления доминанта состав сообщества сильно меняется, значит это сильный эдификатор; если нет — слабый. В наших сосняках после вырубки, как правило, все спутники сосны благополучно продолжают существовать. Тем более неправомерно включать в число эдификаторов такие виды, например, как *Matricaria suaveolens*, хотя она часто образует сплошные покровы на вытоптанных площадках. Это однолетник с очень слабой конкурентной способностью, сразу вытесняемый после прекращения вытаптывания, и никак нельзя представить, чтобы от создаваемых ею условий зависел состав сопутствующих видов. Именно по этим соображениям в предлагаемой системе целый ряд растений отнесен к доминантам, но не эдификаторам.

Вообще вопрос о эдификаторной роли растений очень сложен, как подчеркивал опять-таки Сукачев (1928). Вид может обладать наибольшей массой, но не играть ведущей роли в круговороте веществ. Вряд ли, например, в нем играют большую роль однолетники типа торицы, часто доминирующие в рудеральных ценозах и на залежах. Кроме того, долголетие побегов и особей очень различно, и вид с максимальной массой не обязательно каждый год больше всего берет вещества из окружающей среды и возвращает в нее. Притом не всегда в большей массе содержится больше твердой фазы и зольных элементов. Да и вид, имеющий наибольшую долю в круговороте веществ, не всегда берет последние из тех слоев, где расположена основная корневая масса остальных, а соответственно и возвращает их не в те слои или не в то время года, когда остальные потребляют наибольшее количество, поэтому может сравнительно мало влиять на другие виды. Наконец, вполне возможно, что менее обильный вид больше определяет среду для других своими корневыми или летучими выделениями и даже прямо обусловливает возможность произрастания для прочих.

Доминанты не эдификаторы также можно разделить на две подгруппы (аналогично эдификаторам).

А. Постоянные. Среди них различаются типы по характеру тех условий, которые позволяют им доминировать, ограничивая другие виды.

а) Тип сосны. Доминируют в силу выносливости к недостатку питательных веществ (на выщелоченных песках или бедных торфянистых почвах). Сосна как раз является характерным примером, поскольку известно, что она доминирует там, где ее не может вытеснить ель — сильный эдификатор.

б) Тип водокраса и рдестов (водных растений). Доминируют в силу приспособленности к водной среде. Здесь можно различить подтипы: плавающих растений (*Lemna*, *Hydrocharis morsus ranae* и др.), погруженных растений (*Nuphar luteum*, *Nymphaea candida*, *Elodea canadensis*, *Polygonum amphibium*, *Potamogeton natans* и др.) и укореняющихся растений мелководий (*Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sium latifolium*, *Hippuris vulgaris*, *Sparganium ramosum*, *Lobelia dortmanniana*, *Ranunculus lingua* и т. п.).

в) Тип ринхоспоры. Доминируют в силу приспособленности к влиянию вредных газов, выделяющихся из субстрата.

г) Тип молодила и очитка едкого. Доминируют в силу приспособленности к каменистым, щебнистым и отчасти песчаным субстратам.

Б. Временные. Здесь выделяются типы, более или менее параллельные типам временных эдификаторов.

а) Тип зверобоя (растений вырубок). Доминируют в силу способности к массовому развитию при образовании пустых ниш вследствие уничтожения части растительного покрова или нарушения системы взаимовлияний. До этого они обычно существуют в виде примеси. Сильные стороны — быстрое размножение при изменении условий (например, осветлении), часто связанное со способностью образовывать плети и т. п.; быстрый рост; обильное обсеменение; по-видимому, долгое сохранение всхожести семян в почве. Слабая сторона — светолюбие, неспособность развиваться под сомкнутым пологом. Сюда относятся также земляника, *Hieracium umbellatum* и др.

б) Тип лебеды и сурепки. Доминируют в сугубо кратковременных условиях, переходя от положения примесей к вспышкам недолгого доминирования. Большей частью однолетники с очень слабой конкурентной способностью. В их доминировании очень велика роль случай-

ности; способности доминировать у них, по существу, нет. Сильные стороны — обилие семян, быстрое расселение и рост, по-видимому, долгое сохранение всхожести семян. Сюда относятся также *Knautia arvensis*, *Rumex acetosella*, *Raphanus raphanistrum*, *Cirsium arvense*, *Spergularia nodosa* и многие сорняки, дающие вспышки массового развития на заброшенных пашнях. Практически почти вовсе не влияют на среду.

в) Тип луговых злаков и разнотравья. Это виды пастбищ и сенокосов, доминирующие в силу способности выносить длительное действие антропогенного режима, исключающего более сильные виды. Сильные стороны — особые свойства, соответствующие режиму, как прижатость листьев у пастбищников, способность к отрастанию, к вегетативному размножению, раннее обсеменение и т. п. Слабые стороны — обычно невысокий рост (при прекращении режима другие виды их перерастают); видимо, у некоторых видов слабость семенного возобновления; светолюбие (уступают место при появлении деревьв и кустарников, переходя на положение примесей, а затем обычно исчезают). В последнем случае их присутствие говорит о наличии определенного режима в прошлом. Сюда относятся *Anthoxantum odoratum*, *Luzula campestris*, *Succisa praemorsa*, *Potentilla erecta*, *Rumex acetosa*, *Coronaria flos cuculi*, *Polygonum bistorta*, *Geum rivale*, *Caltha palustris* и многие другие.

г) Тип клеверов. Доминируют тоже при наличии определенного режима, но лишь в определенные периодически повторяющиеся годы. Это большей частью виды с определенными внутренними ритмами развития, с периодичностью годов плодоношения, причем нередко массовое развитие одних видов совпадает с годами ослабления других, так что они как бы поочередно занимают одни и те же ниши. Их слабые и сильные стороны в основном те же, что у предыдущего типа, но вместе с тем самая периодичность развития является и сильным, и слабым их свойством. Кроме клеверов, сюда относятся в той или иной степени *Ranunculus acer*, *Leucanthemum vulgare*, *Alchemilla* s. l. и др.

д) Тип марьянников и очанки. Полупаразиты, большей частью тоже достигающие массового развития в определенные годы (по-видимому, в годы ослабления основных компонентов, когда образуются пустоты в растительном покрове). Сильная сторона — способность использовать чужие жизненные соки.

V. Субдоминанты в пространстве.

Влияние их на среду очень незначительно, да и то ограничивается пределами второстепенного яруса, в котором они доминируют.

А. Постоянные. Среди них можно выделить следующие типы.

а) Тип кислицы. Эдификаторофилы, доминирующие в силу своей приспособленности к среде, создаваемой эдификатором, особенно к микроклимату и световому режиму, ограничивающему развитие других видов. После удаления эдификатора вскоре исчезают. Сюда относятся также *Pirola rotundifolia*, *Hepatica nobilis*, *Stellaria nemorum* и т. п.

б) Тип морошки и других видов сфагновых болот. Факультативные эдификаторофилы («эдификаторотерпцы»), доминирующие в силу того, что они могут, хотя и с ущербом для себя, развиваться в очень специфических условиях, создаваемых эдификатором. Вместе с тем имеют минусы, не позволяющие им в данной географической обстановке выдерживать конкуренцию даже в более подходящих для них условиях. Все эти виды испытывают угнетение в среде, создаваемой сфагнами, и при ослаблении сфагнового покрова и изменении условий (осушке болота) усиливают свое развитие. Их слабое место, следовательно, — резкое расхождение экологического и фитоценотического оптимума, в частности, слабость семенного возобновления. Сильная сторона — наличие биологических свойств, позволяющих выносить специфику условий: способность давать придаточные корни и т. п.

в) Тип кошачьей лапки. Нейтральные виды, относящиеся в общем безразлично к влиянию эдификатора или доминанта и часто доминирующие в нижних ярусах тех сообществ, где главные доминанты не являются эдификаторами. После удаления основного вида существенно не меняют обилия и жизненности. Сравнительно хорошо приспособлены к определенным узким условиям. Сюда относятся многие боровые виды, как то *Arctostaphylos uva ursi*, *Hieracium pilosella*, *Thymus serpyllum*.

Б. Переходные. Среди субдоминантов приходится выделить эту подгруппу особо, так как в нижних ярусах лесных и кустарниковых сообществ много видов, занимающих промежуточное положение между постоянными и временными. Они доминируют и в ненарушенных ценозах, но вместе с тем часто усиливают обилие после нарушения (в особенности осветления), а после удаления главного яруса некоторое время могут господствовать в сообществе.

Тип снытн. Сюда примыкают ландыш, костяника.

В. Временные. Здесь выделяется два типа.

а) Тип вейника лесного и дудника. Это доминантофилы временных доминантов и эдификаторов. Сюда относятся обычные виды, сопутствующие таким временным доминантам главных ярусов, как береза, осина. Их сильные стороны — способность быстро разрастаться на месте образующихся пустот при отмирании прежних видов в связи с изменением фитосреды; по-видимому, также длительное сохранение всхожести семян; часто обильное плодоношение. Слабая сторона — неприспособленность к другим режимам. Сюда относятся также *Anthriscus silvestris*, *Origanum vulgare*.

б) Тип луговика извилистого. Нейтральные виды, также разрастающиеся в лесах при осветлении, но часто без смены господствующих пород. Сильные стороны те же, что у предыдущего типа, но экологический диапазон шире, а поэтому они долгое время остаются и после удаления эдификатора, а также способны часто образовывать самостоятельные сообщества. Однако в общем граница между этим типом и предыдущим довольно условна.

VI. Субдоминанты во времени

Доминируют лишь в определенное время сезона, будучи приспособлены к определенным узким условиям сезона и используя неприспособленность других видов, которые в это время еще не развивают полной жизнедеятельности. Их можно назвать «беглецами от конкуренции во вре́мя», подобно тому как виды, занимающие неприспособленные для других субстраты, являются беглецами в пространство. Стенотопность и «стенохронность» — одновременно и сильная, и слабая их сторона, но специфические сильные их стороны — способность к раннему заложению почек, быстрому весеннему развитию, накоплению запасов в подземных частях и т. п.

Тип ветреницы и сциллы. Сюда же относятся *Ficaria ranunculoides*, *Chrysosplenium alternifolium* и др.

VII. Спутники

Это очень обширная и разнообразная группа, объединяющая все виды, в общем обладающие малой конкурентной способностью и за малыми исключениями никогда не выступающие в роли доминантов даже в кратковременные фазы и ни в каких отдельных ярусах и аспектах.

а) Тип майника и седмичника. Это постоянные эдификаторофилы; их слабая сторона — общая низкая конкурентноспособность по тем или иным причинам, ограничивающая размножение и не позволяющая им довести уровень воспроизведения до уровня других совместно растущих видов. Сильная сторона — приспособленность к специфической фитосреде. Сюда относятся, например, *Linnaea borealis*, *Circaea*

alpina, *Moneses uniflora*, *Goodyera repens* и многие другие виды, связанные с елью.

б) Тип василька посевного. Сюда входят сорняки, приспособленные к определенному фону; например, василек — ко ржи, куколь *Agrostemma githago* — к овсу. Сильная сторона — кроме приспособленности к условиям, создаваемым культурным растением, часто также сходство семян с семенами культурного вида.

в) Тип черноголовки и золотой розги. Заполнители пустот в нарушенных покровах. Сюда относится ряд пастбищников, тоже из числа обычно не доминирующих (*Prunella vulgaris*, *Carlina vulgaris*), растений вырубок (*Solidago virgaurea*, *Lathyrus silvestris*), гарей, рудеральных местообитаний и т. п.

г) Тип хмеля. Заполнители пустот в вертикальном пространстве — вьющиеся и наствольные растения: *Humulus lupulus*, *Solanum dulcamara*, *Calystegia sepium* и др.

д) Тип хохлатки. Заполнители пустот во времени — преимущественно весенние эфемеры и эфемероиды из числа недоминирующих: *Gagea lutea*, *Corydalis halleri*.

е) Тип опушечных и прибрежных видов. Сюда относятся такие виды, как *Lythrum salicaria*, *Geranium silvaticum*, *Centaurea phrygia* и другие — заполнители экологических ниш в контактных местообитаниях. По-видимому, характер их произрастания связан с приспособленностью к переменным режимам. Так, на опушках не растут слишком светолюбивые виды и вытесняются теневыносливые, так как тень недостаточна для ограничения опушечных видов, угнетающих конкурентно слабых теневиков.

ж) Тип скальных папоротников (*Cystopteris fragilis* и др.). Виды, развивающиеся (но не доминирующие) в таких покровах, которые не могут сомкнуться в силу чрезвычайно специфических условий, ограничивающих развитие растительного покрова вообще.

з) Тип паразитов и сапрофитов (*Lathraea squamaria*. *Monotropa hypopitis*).

и) Тип заполнителей регулярных пустот. Это самая многочисленная группа и сюда входит большинство видов, встречающихся в наших естественных или слабо нарушенных покровах. Они заполняют регулярные пустоты в нормальном растительном покрове и обычно имеют отметки обилия не выше «рассеянно» или «единично». Не обладая конкурентной мощностью, эти виды длительно воспроизводятся на примерно постоянном уровне, все время заполняя мелкие пустоты в сложении растительного покрова, возникающие по мере отмирания других особей. В качестве примеров можно привести *Daphne mezereum*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigra*, *Salix caprea*, *Luzula pilosa*, *Valeriana officinalis*, *Rubus arcticus*, *Scrophularia nodosa*, *Carex pallescens*, *Parnassia palustris*, *Scorzonera humilis*, *Stellaria graminea*, *Cerastium caespitosum*, *Melandrium album*, *Sagina nodosa*, *Thalictrum angustifolium*, *Campanula persicifolia*, *Polygala comosa*, *Veronica longifolia* и многие другие.

Такова приблизительная схема классификации фитоценотипов, понимаемых в том смысле, какой был указан в начале статьи (см. также сводную таблицу классификации фитоценотипов).

Разумеется, предлагаемая нами классификация носит в значительной мере предварительный характер. Но я полагаю, что дальнейшая разработка подобных систем должна вестись именно в этом намеченном нами направлении, — основываться прежде всего на способности того или иного вида занимать определенное место в растительном покрове (в рамках ассоциаций и формаций данной географической области), способности вида воздействовать на среду и на тех его особенностях, которые определяют его сильные и слабые стороны в общей системе взаимовлияний, а в конечном счете и обусловливают его действительные и потенциальные позиции в фитоценозах различного сложения.

Сводная схема классификации фитоценотипов

Подгруппы типов	Группы типов						
	доминанты-эдификаторы первого ранга	доминанты-эдификаторы второго ранга	доминанты-субэдификаторы	доминанты-несдификаторы	субдоминанты в пространстве	субдоминанты во времени	спутники
Постоянные.	Тип ели. Тип сфагнов.	Тип черной ольхи и широколиственных пород. Тип тростника.	Тип орешника и черемухи. Тип черники, брусники, лесных осок и злаков. Тип таволги и крупных папоротников.	Тип сосны. Тип водных растений. Тип ринхоспоры. Тип молодила и очитка едкого.	Тип кислицы. Тип морошки. Тип копачьей лапки.	—	Не делятся на подгруппы. Тип майника и седмичника. Тип василька посевного. Тип черноголовки и золотой розги.
Переходные.	—	—	—	—	Тип сныти.	—	Тип хмеля. Тип хохлатки.
Временные.	Тип щучки и белоуса. Тип водораздельных ив.	Тип березы и кипрея. Тип полевицы обыкновенной и рогоза. Тип эдификаторов антропогенных режимов.	Тип овечьей ов-сяницы. Тип малины.	Тип зверобоя. Тип лебеды и сурепки. Тип луговых злаков и разнотравья. Тип клеверов. Тип марьянника и очанки.	Тип вейника и дудника. Тип луговика извилистого.	Тип ветреницы и спиллы.	Тип опушечных и прибрежных видов. Тип скальных папоротников. Тип паразитов и сапрофитов. Тип заполнителей регулярных пустот.

Я не касаюсь здесь ни в какой мере классификации фитоценотипов «во втором смысле», т. е. популяционных фитоценотипов или типов фитоценотических позиций в конкретных фитоценозах или их совокупностях. Как уже говорилось, это вопрос чрезвычайно важный и безусловно требующий дальнейшей разработки, но такая разработка не входит в задачу настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь И. Х. и Л. А. Кирикова. (1960). Геоботанический очерк формации остреца ложнопырейного *Agropyrum pseudoagropyrum* (Trin) Franc. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог. наук, 48 : 290. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. бюро по прикл. бот., 13, 3. — Гордягин А. Я. (1922). Растительность Татарской республики. В кн.: Географическое описание Татарской АССР, 1.—Ильинский А. П. (1921). Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений. Изв. Главн. бот. сада, 20, 2. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, 1. — Марков М. В. (1958). О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. Бот. журн. СССР, 4. — Номоконов Л. И. (1958). Луговые фитоценотипы Енисейской поймы и способы их выделения. Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биолог., 7. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губернии. Часть 2. Степи. Мат. по иссл. почв и грунтов Херсонской губ., 2. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Рачковская Е. И. и Т. И. Исаченко. (1960). Основные зональные типы степей северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 13. — Соколов С. Я. (1947). Фитоценотические типы. ДАН АН СССР, нов. сер., 56, 2. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. — Сукачев В. Н. (1944). О принципах генетической классификации в биоценологии. ДАН СССР, 45, 5. — Braun-Blanquet J. et J. Pavillard. (1925). Vocabulaire de sociologie végétale.

Ленинградский
государственный
университет.

ON PHYTOCOENOTYPES

By A. A. Nitzenko

SUMMARY

The author summarizes the three existing viewpoints on the concept of phytocoenotypes. According to the first of these viewpoints, a phytocoenotype comprises the species similar in their biological and ecological properties, which enables them to occupy, under identical conditions, similar positions in the vegetational cover. According to the second viewpoint, the concept of phytocoenotype refers to populations: all the populations within a species, that play similar roles in a certain coenosis and occupy similar positions in the general system of interrelations, belong to the same phytocoenotype. According to the third viewpoint, the species equal in abundance constitute one phytocoenotype. In the author's opinion the third viewpoint is perfectly useless, while the first two are essential and should be developed further. However, the term «phytocoenotype» is to be used in the sense implied by one of these concepts (preferably the first one).

A tentative system of classification of phytocoenotypes (in this latter sense) is proposed by the author: phytocoenotypes are classified into groups according to the degree of influence the species are able to exert on the other species under favourable conditions. The groups are subdivided into subgroups on the basis of their capability of playing this role temporarily or permanently.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.3 : 631.52 : 575.42

Г. М. Козубов

ОБ УСКОРЕННОМ И НАДЕЖНОМ МЕТОДЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ

С 1 рисунком

При проведении гибридизационных работ часто требуется быстро определить жизнеспособность используемой пыльцы. Наиболее достоверные результаты можно получить при проращивании пыльцы на питательных средах. Однако проращивание пыльцы в полевых условиях весьма затруднено, а для многих древесных пород практически невыполнимо. Так, пыльца сосны прорастает на 4—5-й день, а ели — на 5—7-й (при температуре 25—28°); за это время, если провести недостаточно тщательную стерилизацию всей посуды и не обезопасить питательную среду от загрязнения спорами грибов из воздуха, настолько сильно разрастаются колонии грибов, что пыльца неминуемо гибнет.

Особенно важно быстро определить жизнеспособность пыльцы при проведении скрещивания в период весеннего цветения, который длится у многих наших древесных пород всего 3—5 дней.

Применяемый в ряде случаев метод окрашивания пыльцы ацетокармином позволяет различить лишь пустые и выполненные пыльцевые зерна. Более удовлетворительные результаты при определении жизнеспособности пыльцы дает реакция на активность пероксидазы. Однако и этот метод весьма ненадежен, так как ослабленные пыльцевые зерна плохо прорастают, а реактивы на пероксидазу дают заметное окрашивание даже при очень слабой жизнедеятельности пыльцы.

Одним из наиболее достоверных показателей жизнеспособности клеток является активность группы окислительно-восстановительных ферментов — дегидраз, которые содержатся во всех живых клетках и открывают в клеточном дыхании цепь окислительно-восстановительных процессов.

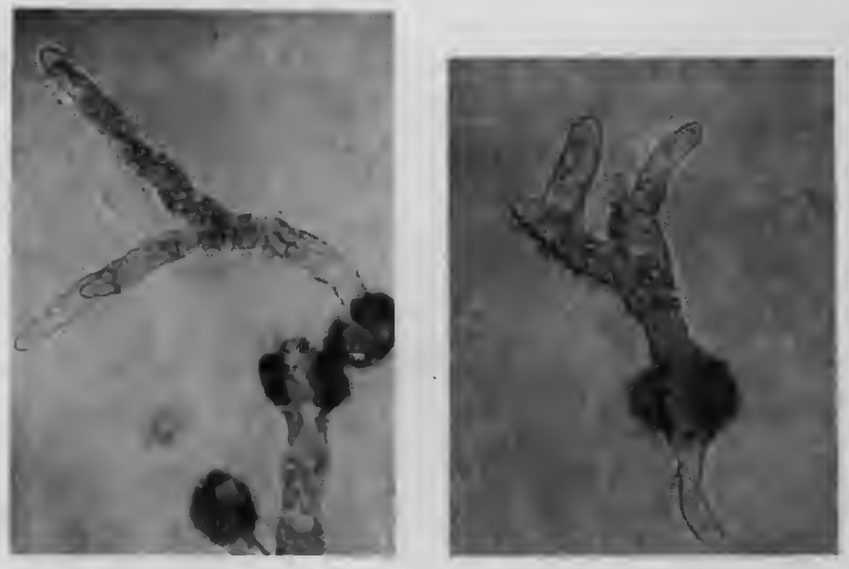
В 1949 г. Кан и Эйбуд (Kun a. Ahoot, 1949) предложили метод определения активности дегидраз с помощью трифенилтетразолия, который бесцветен в окисленном состоянии, но при восстановлении дает ярко окрашенный продукт — формозан. По интенсивности окраски можно судить об активности дегидраз. Впоследствии трифенилтетразолий был использован как индикатор для определения жизнеспособности пыльцы.

Нами было проведено определение жизнеспособности шести партий пыльцы сосны (*Pinus silvestris* L. и ели *Picea abies* (L.) Karst.), собранных весной 1962 г. и хранившихся в течение семи месяцев в стеклянных баночках с хлористым кальцием при температуре —2—+2°, с помощью трифенилтетразолия хлорида (тетразола). При этом нами применялась несколько видоизмененная методика, основанная на данных, изложенных в работах Кука и Стенлея (Cook a. Stanley, 1960) и Диакону Петре (1961). На чистое предметное стекло наносились 2—3 капли 0.5%-го раствора тетразола в буферной смеси (на 100 см³ дистиллированной воды 0.832 г $Na_2HPO_4 \cdot 2H_2O$ и 0.273 г KH_2PO_4). На поверхность раствора с помощью кисточки распылялась пыльца и накладывалось покровное стеклышко, после чего предметные стекла помещались на стеклянных прокладках в чашки Петри, на дно которых наливалась вода. Чашки Петри со стеклами выдерживались в темноте в термостате 1 ч. 30 м. при температуре 55°.

Просмотр и подсчет пыльцевых зерен проводились под микроскопом при 200-кратном увеличении. При подсчете пыльцевые зерна подразделялись на четыре группы по степени окрашиваемости: 1) неокрашенные (прозрачные); 2) слабо окрашенные (светло-

розовые); 3) нормально окрашенные (темно-розовые и красные) и 4) сильно окрашенные (темно-красные и фиолетовые).

Для контроля образцы из каждой партии пыльцы были проращены на питательной среде — 1% агара с 20% сахара (по Котеловой, 1956). Предметные стекла с питательной средой накрывались другими предметными стеклами на парафиновых валиках, что предохраняло питательную среду от попадания капель влаги с крышек чашек Петри, куда они помещались. На дно чашек Петри наливалась вода. Проращивание



Пыльцевые трубки *Pinus silvestris* L.

велось при температуре 28—35°. Следует отметить, что такой способ проращивания при соблюдении всех правил стерилизации материала давал очень хорошие результаты: несмотря на то что пыльца сосны и ели трудно проращивается, были получены пыльцевые трубки длиной до 500—700 μ и более. Следует отметить, что пыльцевые трубки сосны, достигнув длины 150—200 μ, часто начинали ветвиться, но спермии выходили в наибольший отросток трубки. Некоторые пыльцевые зерна имели по две развитые пыльцевые трубки, принявшие различное направление (см. рисунок).

Сопоставление результатов подсчета окрашенных тетразолом и проросших пыльцевых зерен приведено в таблице. При подсчете проросшими считались лишь те пыльцевые зерна, у которых длина пыльцевой трубки превышала длину самого зерна.

Определение жизнеспособности пыльцы сосны и ели методами проращивания на питательной среде и окрашивания тетразолом (в процентах от общего числа учтенных пыльцевых зерен)

Варианты пыльцы	Место сбора	Проращивание		Окрашивание тетразолом	
		проросших	непроросших	нормально и сильно окрашенных	неокрашенных и слабо окрашенных
Лапландская сосна	Кольский полуостров	73.3	26.7	76.2	23.8
Сосна:					
дерево 1	Южная Карелия, Кондопожский район	52.7	47.3	65.6	34.4
дерево 2		55.3	44.7	61.5	38.5
дерево 3		60.3	39.7	53.6	46.4
дерево 4		68.0	32.0	74.7	25.3
Ель европейская	» »	47.0	53.0	50.0	50.0

Неокрашенные и слабо окрашенные пыльцевые зерна, а также нормально и сильно окрашенные объединены в таблице в общие графы.

Как видно из таблицы, расхождение результатов определения жизнеспособности пыльцы контрольным проращиванием и с помощью тетразола не превышает ±10—12%, что вполне допустимо при селекционных работах.

Необходимо лишь учитывать возможные отклонения и брать пыльцу в некотором избытке. Быстрота и надежность этого способа позволяют считать его одним из наилучших совершенных ускоренных методов определения жизнеспособности пыльцы.

Литература

Диакону Петре. (1961). Морфо-физиологическое изучение гибридов кукурузы по этапам органогенеза и изменения в пыльце при ее хранении. Автореферат диссерт., М., Тимир. с.-х. акад. — Котелова И. В. (1956). К вопросу о биологии оплодотворения сосны обыкновенной. Научно-техн. информ. Моск. лесотехн. инст., 23. — Cook Stanton A. a. Robert G. Stanley. (1960). Tetrasolium chloride as an indicator of Pine pollen germinability. Silvae Genetika, 9. 5.— Kun E. a. L. Aboot. (1949). Colorimetric estimation of succinik dehydrogenase by triphenyltetrasolium chloride. Science, 109.

Карельский
институт леса,
г. Петрозаводск.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.8 : 575.127 : 633.15

Ф. Ш. Османова

АНАТОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЧАТКА КУКУРУЗЫ ДВОЙНОГО МЕЖЛИНЕЙНОГО ГИБРИДА 'ВИР-25' В ЕГО РАЗВИТИИ

С 3 рисунками

Формирование женских и мужских соцветий кукурузы изучалось рядом исследователей: Уэзеруоксом (Weatherwax, 1916, 1917, 1919 г.), Боннетом (Bonnet, 1940, 1948), Андерсеном (Andersen, 1944), Е. Д. Морозовой (1955), Ф. М. Куперман (1955 г., 1956, 1958), Ф. М. Куперман и С. А. Барановым (1958 г.), М. К. Керефовой (1961) и др. Эти авторы не касались вопроса внутренней дифференциации початка и колосков на нем. Они проследили только последовательность заложения органов колоска.

В литературе имеются некоторые данные об анатомических особенностях структуры початка (Шарман, 1942 г.; Lenz, 1948; Модилевский и др., 1958; Яшвили, 1961. и др.). Шарман, рассматривая дифференциацию конуса нарастания стебля кукурузы, указывает, что первый зачаток початка в виде бугорка можно заметить в пазухе четвертого стеблевого листа развивающегося растения. Согласно представлению Шармана, будущее женское соцветие является выростом нижней соединительной части вышесидящего листа; он считает, что пазушная почка не имеет связи с тем листом, в пазухе которого она развивается. Искусственный отрыв почки от листа, в пазухе которого она развивается, нам кажется неправильным.

На основании сравнительно-гистологического анализа початков семи сортов кукурузы Ленц (Lenz, 1948) показал наличие в стержне початка паренхимной и склеренхимной тканей, а также так называемых отростчатых паренхимных клеток вокруг проводящих пучков, направляющихся к зерновкам; он пришел к заключению, что соотношение отдельных тканей, в частности склеренхимы и паренхимы, а также длину, ширину и очертание плодоножек зерновок, выростов оси, можно считать систематическими признаками.

Параллельно с исследованием цитоэмбриологических процессов у кукурузы Я. С. Модилевский с соавторами (1958) описал анатомическую структуру тканей завязи в период их дифференциации. Однако этими исследователями не затронуты самые ранние периоды развития колосковых примордиев и структура оси соцветия.

М. Н. Яшвили (1961) рассматривает анатомическую структуру початка на ранних фазах его развития в связи с генезисом половых элементов. Однако он не освещает строения початка на более поздних стадиях развития. Развитие початка Яшвили подразделяет на 9 этапов, метелки — на 8.

Как видно из литературных данных, сведения по развитию структурных особенностей початка кукурузы отрывочные и неполные. Известные в настоящее время работы освещают развитие тканей початка в отрыве от развития репродуктивных органов, а также от роста и развития самого растения. Наше исследование проводилось с целью изучения структурных особенностей, которыми характеризуются последовательные этапы органогенеза початка кукурузы, начиная от заложения конуса нарастания до полной зрелости початка. Мы попытались осветить основные моменты возникновения и дальнейшей дифференциации тканей и органов початка, а также соотношение между формированием отдельных его тканей и дифференциацией женских репродуктивных органов.

Материал и методика

Растения выращивались на территории Сельскохозяйственной опытной станции в г. Нальчике Кабардинской АССР. Посев проведен 10 V 1961 квадратно-гнездовым способом 70×70 см. Сбор и фиксация проводились с 26 V по 18 IX того же года через каждые 3 дня на ранних этапах развития и через 7 дней на более поздних. Во всех случаях для анализа брались самые верхние початки стебля с 10 растений. Материал фиксировался в смеси Навашина (на ранних этапах развития) с последующей проводкой через спирты и смеси спирта с ксилолом и заключением в парафин. Микротомные срезы толщиною в 15 μ окрашивались реактивом Фельгена—Шиффа с подкраской светлым зеленым. Окрашенные срезы заключались в пихтовый бальзам для получения постоянных препаратов. На более поздних этапах развития материал фиксировался в 70° спирте. В средней трети початка делались бритвой от руки срезы, которые переносились в раствор соответствующего красителя на предметное стекло, затем помещались в каплю глицерина для приготовления временных препаратов. Окраска последних производилась различными реактивами: сафранином, метиленовой зеленью, ацетокармином. Наличие одревеснения клеточных оболочек устанавливалось действием флороглюцина с соляной кислотой, сафранином, реакцией Меуле. Конус нарастания початка рассматривался под микроскопом МБС-1, анатомические препараты исследовались под микроскопом МБИ-3. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата системы Аббе. При наблюдении за наступлением этапов органогенеза початков пользовались морфологическим методом исследования, разработанным Ф. М. Куперман (1956).

Результаты исследования

Гистогенез стержня початка кукурузы. Зачаток женского соцветия вскоре после заложения имеет полусферическую форму с широким основанием (рис. 1, *I*). В этот период он состоит из типичных меристематических клеток, характеризующихся относительно крупными ядрами, отсутствием заметных вакуолей в протоплазме, тонкостенными оболочками клеток без межклетников (I этап по Куперман). Затем конус нарастания начинает вытягиваться и из полукруглого становится конусовидным (рис. 1, *II*). На поперечном срезе величина клеток и отношение к окраске отдельных цитологических зон конуса нарастания ясно различаются. Отчетливо виден однослойный эпидермальный слой и относительно — крупноклетная центральная зона, а между ними расположен мелкоклетный меристематический пояс (рис. 2, *а*) (II этап). В этот период заканчивается заложение всех листьев обвертки; после чего, как это наблюдается у большинства злаков, происходит переход от вегетативной фазы развития в генеративную. В дальнейшем конус нарастания значительно удлиняется, поверхность его сегментируется с появлением на нем валиков (листовых зачатков) (III этап). которые в дальнейшем не растут, а остаются в редуцированном состоянии (Боннет, 1936 г., 1940, 1948; Сапегин, 1941, и др.; рис. 1). Молодой початок, перешедший в репродуктивную фазу развития, состоит из эпидермиса и основной паренхимы, среди которой располагаются прокамбиальные тяжи.

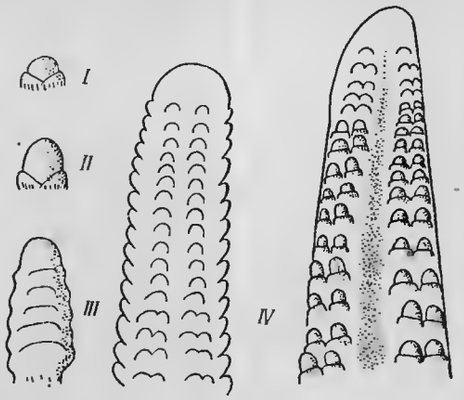


Рис. 1. Последовательные этапы (*I—IV*) формирования початка кукурузы.

Эпидермальная ткань оси початка на ранних этапах развития состоит из клеток изодиаметрической формы с крупными ядрами и слегка вакуолизированной цитоплазмой. Эпидермальные клетки по мере развития оси початка сильно вакуолизируются, ядра несколько меняют свою форму. Вследствие значительного утолщения оси початка клетки эпидермиса изменяются в своем очертании. Они вытягиваются в тангентальном направлении так, что на поперечном срезе их радиальные стенки представляются более короткими, чем тангентальные, на еще более поздних этапах развития протопласт клеток совсем исчезает. Клеточные оболочки несколько утолщаются. Эпидермис начинает дифференцироваться довольно поздно, его дифференциация совпадает с периодом развития зародышевого мешка. В этот период образуются волоски и устьица, образование которых продолжается до начала выхода рылец пестика из листьев обверток. В процессе развития волосковаго покрова вначале происходит образование простых волосков, а затем железистых.

На ранних этапах развития початка, еще в период образования валиков (листовых зачатков) на поперечном срезе, ясно различаются 2 зоны основной паренхимы: периферическая в виде мелкоклеточной меристематической ткани, которая располагается кольцеобразно между эпидермисом и сердцевинной частью, и центральная, состоящая из сравнительно крупных клеток. Эти 2 зоны в процессе развития дифференцируются в различных направлениях. В меристематическом поясе происходит формирование прокамбиальных тяжей всей проводящей системы початка. Указанный меристематический пояс, по-видимому, не что иное, как боковая меристема конуса нарастания початка, в котором поддерживается активное деление составляющих ее клеток. Меристематический характер клеток сохраняется в этой зоне до окончательного сформирования всех прокамбиальных тяжей оси початка, т. е. до образования

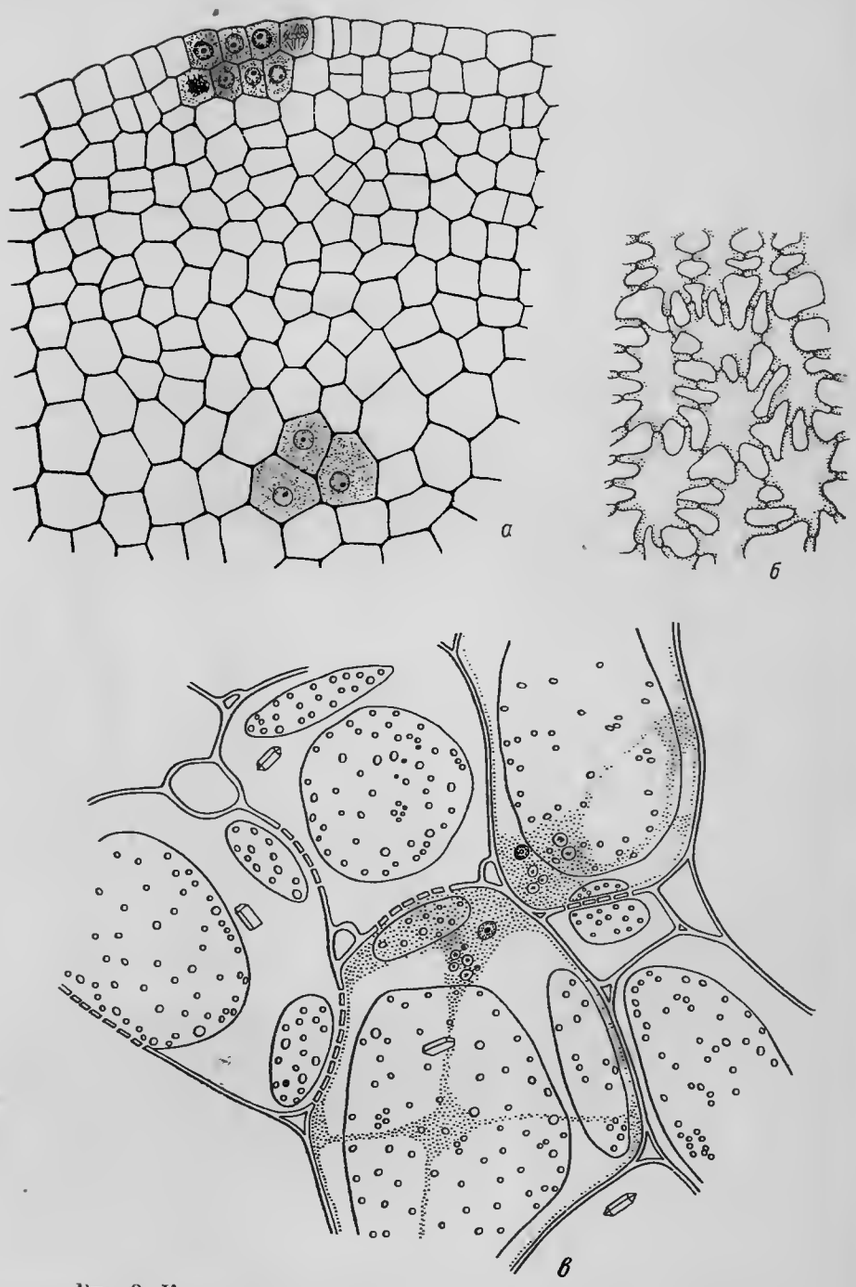


Рис. 2. Клетки початка кукурузы на разных этапах его развития.

а — участок поперечного среза конуса нарастания (выделенные группы клеток показывают характер данной ткани); *б* — клетки так называемой звездчатой паренхимы, окружающие проводящие пучки, идущие к зерновкам; *в* — сердцевинные клетки.

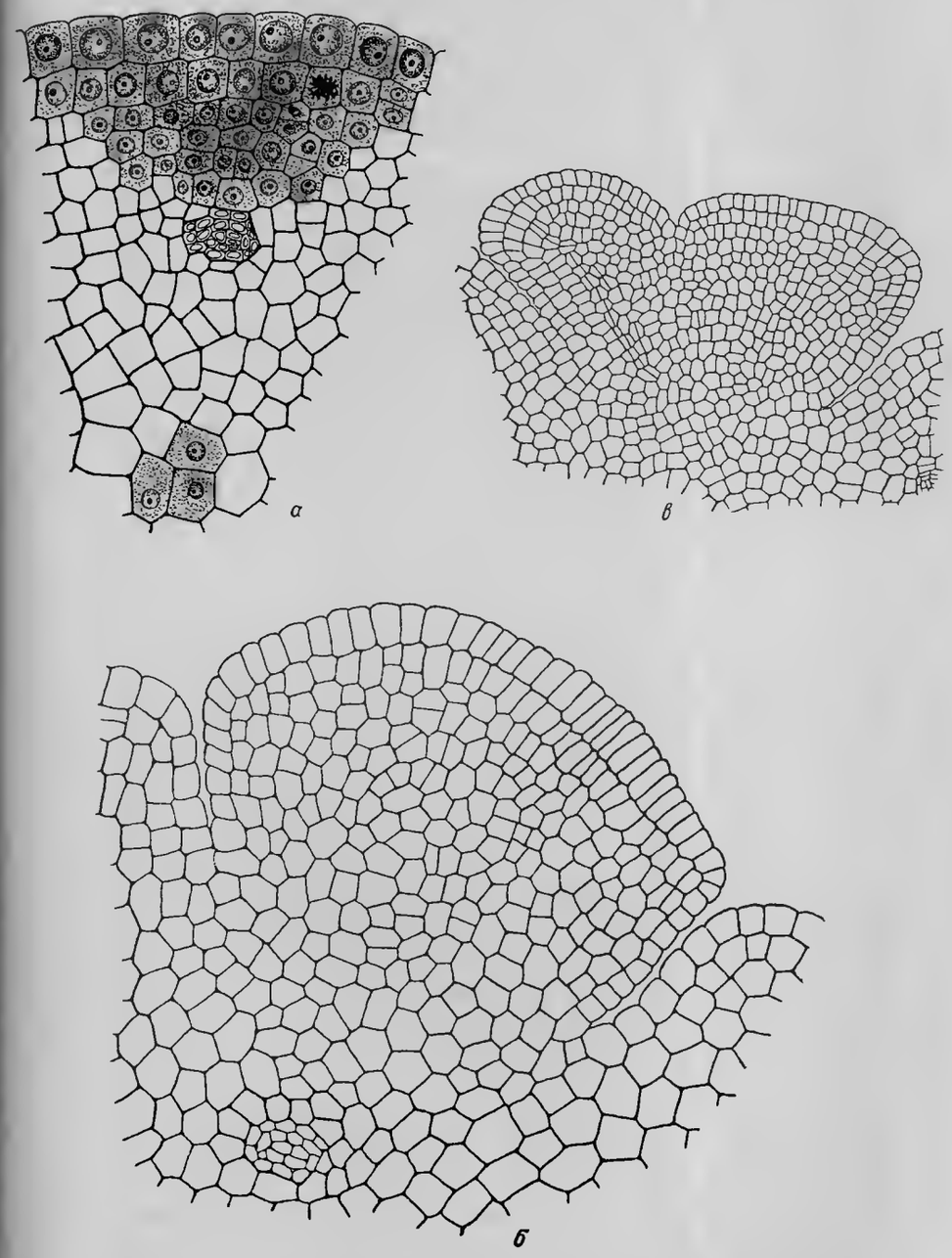


Рис. 3. Последовательные этапы развития ткани колосковых примордиев.

а — участок поперечного среза молодого початка кукурузы, соответствующий будущей колосковой лопасти; видна группа клеток с густым содержимым, начало образования колосковой лопасти; *б* — продольный срез через колосковую лопасть молодого початка кукурузы; *в* — продольный срез через парные колосковые бугорки початка кукурузы.

цветковых примордиев, после чего ее клетки постепенно принимают паренхимный характер. Клетки указанной периферической зоны початка изменяются в своей форме еще до выхода рылец пестика из листьев оберток. Часть клеток вытягивается в радиальном направлении, а клетки, расположенные в основании парных колосков, остаются округлыми. Другая часть клеток, окружающая проводящие пучки, направляющиеся к колоскам, разрастаясь, образует так называемую звездчатую паренхиму с тонкими оболочками и крупными межклетниками (рис. 2, *б*). Согласно В. Ф. Раздорскому (1949), образование рыхлой паренхимы с такой структурой клеток является результатом интеркалярного роста клеточных оболочек.

В дальнейшем, начиная с периода цветения и оплодотворения, клетки периферической зоны початка, в результате значительного утолщения клеточных оболочек, превращаются в механическое кольцо.

Центральная часть конуса нарастания зачатка женского соцветия развивается в сердцевинную паренхиму, клетки которой имеют вид губчатой паренхимы; в начальный период развития она имеет еще меристематический характер. Формирующиеся колосковые примордии в начале их образования несколько увеличиваются в размере, протоплазма их слегка вакуолизируется, но межклетники еще не развиваются. Ядра занимают центральное положение. По мере роста клеток, в период дифференциации частей цветка, образуются незначительные межклетники, величина которых постепенно увеличивается. Увеличение размеров клеток и межклетников продолжается до фазы цветения и оплодотворения. Клетки сердцевинной паренхимы уже зрелого початка округлой формы, с крупными межклетниками. В клеточных оболочках видны своеобразные поля округлой формы и различной величины (рис. 2, *в*). Такая картина создается тем, что в клеточных оболочках поры располагаются только на участках, соответствующих стыкам с соседними клетками, и отсутствуют на частях, соответствующих межклетному пространству. Во всех клетках основной паренхимы стержня початка протоплазма в сильной степени вакуолизируется, ядра несколько деформируются и прижимаются к оболочкам.

Дифференциация сосудистой системы оси початка кукурузы начинается на III этапе развития и происходит всякий раз в определенной последовательности. Вначале, в период появления валиков (листовых зачатков), закладывается внутренний круг проводящей системы. Затем, в период формирования колосковых лопастей, образуется наружный круг внутренней проводящей системы. По мере формирования колосковых примордиев в их тканях происходит заложение прокамбиальных тяжей колосков; тяжи соединены с жилками внутренней проводящей системы. В более поздний период, который совпадает с формированием цветковых примордиев, закладываются прокамбиальные тяжи наружной проводящей системы. Заложение всех прокамбиальных тяжей сосудистой системы оси початка заканчивается в период формирования частей цветка. Параллельно с заложением одних прокамбиальных тяжей в оси початка происходит постепенная дифференциация других — ранее сформированных. Так, в период образования наружной проводящей системы начинается дифференциация внутренней проводящей системы. Морфологическая и физиологическая зрелость всей сосудистой системы початка наступает в период цветения и оплодотворения. Таким образом, завершение дифференциации проводящей системы оси початка совпадает с началом формирования зиготы.

В период полной зрелости проводящая система стержня початка подвергается ряду изменений, выражающихся в исчезновении содержимого клеток-спутников, а также в заполнении некоторой части сосудов ксилемы слизеподобными веществами. Эти изменения в проводящей системе указывают на прекращение деятельности сосудов как специального аппарата, на переход початка к состоянию полной зрелости. В литературе имеются противоречивые суждения по вопросу о прекращении поступления питательных веществ в зерновки: одни считают, что приток питательных веществ в зерновки происходит до их полной зрелости (Писаревский, 1931; Голик, 1961); согласно представлению других исследователей, этот процесс длится до начала восковой зрелости (Медведев, 1937; Кулешов, 1955). Данные наших исследований подтверждают первую точку зрения.

Гистогенез колосковых примордиев женского соцветия. Еще до образования бугорков в зоне, где намечается возникновение колосковых лопастей (последняя выделяется своей более темной окраской), клетки имеют густую протоплазму с интенсивно окрашивающимися ядрами (рис. 3, *а*). Согласно М. М. Лодкиной (1957), интенсивно окрашенные участки колосковых примордиев относятся к остаткам первичной меристемы конуса нарастания. Возникновение колосковых лопастей происходит путем периклинальных делений клеток конуса, расположенных непосредственно под мантией. В процессе образования бугорка деления в покровных клетках происходят в антиклинальном порядке. На продольном срезе (рис. 3, *б*) видно, что колосковая лопасть состоит из одного слоя клеток прямоугольной формы, несколько вытянутых в радиальном направлении и расположенных на поверхности, и клеток более мелких, полигональной формы, расположенных в срединной части колосковой лопасти. Все клетки, составляющие ткань колосковой лопасти, имеют крупные ядра и густую зернистую цитоплазму.

По мере роста и развития из ткани каждой колосковой лопасти образуется по 2 колосковых бугорка (рис. 3, *в*). При этом порядок деления клеток и характер клеток, составляющих ткань колосковых бугорков, подобны таковым же у вышеописанной колосковой лопасти. Содержимое меристематических клеток колосковых лопастей и образованных из них колосковых бугорков более интенсивно окрашивается реактивом Фельгена—Шиффа, чем остальная ткань початка. Окраска этим реактивом позволила констатировать накопление в клетках колосковых примордиев большого количества дезоксирибонуклеиновой кислоты.

Последующее развитие женского цветка кукурузы подробно изложено в ряде работ (Miller E., 1919 г.; Randolph L., 1936 г.; Устинова, 1953 г., 1955 г.; Коробова, 1961 г.; Паламарчук, 1962 г., и др.), поэтому на рассмотрении процесса развития женского цветка и семяпочки мы останавливаться не будем.

На основании проведенного исследования особенностей онтогенеза и гистогенеза стержня початка кукурузы можно сделать следующие выводы.

1. Характерной особенностью периода заложения и дальнейшего развития стержня початка до цветения и оплодотворения является интенсивное деление клеток и увеличение их размеров.

2. Период от оплодотворения до полной зрелости зерновки на початке характеризуется окончанием роста клеток, постепенным утолщением роста клеточных оболочек, лигнификацией стенок клеток некоторых тканей.

3. Зачатки колосковых лопастей и колосковых бугорков образуются путем периклинального деления клеток, расположенных под мантией, как органы осевого происхождения, при этом сама мантия делится антиклинальными перегородками.

4. Заложение прокамбиальных тяжей проводящей системы оси початка кукурузы происходит в определенной последовательности, начиная с периода появления валиков листовых зачатков (еще до появления колосковых лопастей), и заканчивается в период формирования частей женского цветка; дифференциация прокамбиальных тяжей начинается с появления колосковых бугорков и завершается в период цветения и оплодотворения.

5. Исчезновение содержимого из клеток-спутников флоэмы и накопление слизеподобных веществ в некоторых сосудах ксилемы происходят в период полной зрелости початка; по-видимому, движение пластических веществ по проводящей системе оси початка осуществляется до полной его зрелости.

Работа выполнена в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в отделе эволюционной морфологии растений под руководством проф. В. Г. Александрова.

Литература

Александров В. Г. (1954). Анатомия растений. — Голик М. Г. (1961). Научные основы хранения и обработки кукурузы. — Керефова М. К. (1961). Развитие и рост кукурузы в условиях вертикальной зональности КБ АССР. — Кулешов Н. Н. (1955). Прирост сырой массы и сухого вещества растений кукурузы. Зап. Харьковск. с.-х. инст., XI (XLVIII). — Куперман Ф. М. (1956). Биологический контроль за развитием и ростом растений кукурузы. Селекция и семеноводство, 1. — Куперман Ф. М. (1958). Этапы органогенеза соцветий кукурузы. Кукуруза, 1. — Лодкина М. М. (1957). Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 4. — Медведев Г. М. (1937). Налив и созревание зерна. — Модилевский Я. С., Н. П. Оксиюк, М. И. Худяк, А. К. Дзюбенко, Р. А. Бейлис-Выровая. (1958). Цитоэмбриология основных хлебных злаков. — Морозова Е. Д. (1955). Морфогенез кукурузы и влияние на него некоторых условий среды. Сб. работ по улучшению кукурузы в Молдавии. — Османова Ф. Ш. (1961). Анатомические особенности листьев обертки и стержня початка кукурузы. Уч. зап. Кабардино-Балкарск. гос. унив., 12. — Писаревский Н. Ф. (1931). Накопление золы, общего и белкового азота и крахмала в зерне кукурузы. Тр. Инст. засухи, I, 2. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Сапегин А. А. (1941). Органообразование при переходе в световую стадию у пшениц. ДАН СССР, 30, 8. — Яшвили М. Н. (1961). К цитоанатомическому изучению органогенеза у кукурузы. Морфогенез растений, I. — Andersen E. (1944). Homologies of the ear and tassel in *Zea mays*. Ann. Miss. Bot. Gard., v. 31, 4. — Bonnet O. T. (1940). Development of staminate and pistillate inflorescences of sweet corn. Journal agr. research, 30, 1.— Bonnet O. T. (1948). Ear and tassel development in maize. Ann. Miss. Bot. Gard., 35, 4. — Lenz L. W. (1948). Comparative histology of the female inflorescence of *Zea mays* L. Ann. Miss. Bot. Gard., 35, 4. — Weatherwax P. (1916). Morphology of the flowers of *Zea mays*. Bull. Torr. Bot. Club, 43. — Weatherwax P. (1917). The development of the spikelets of *Zea mays*. Bull. Torr. Bot. Club, 44.

Кабардино-Балкарский
государственный университет,
г. Нальчик.

(Получено 27 VIII 1962).

УДК 582.632 (571.52

И. Ю. Коропачинский

НОВЫЕ ДАННЫЕ О БЕРЕЗЕ *BETULA MICROPHYLLA* BGE., ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В ТУВЕ

С 3 рисунками

Березы Тувы, как и вообще ее дендрофлора, изучены чрезвычайно слабо. Сведения о деревьях и кустарниках в значительной степени сводятся лишь к перечню их видового состава и мест нахождения отдельных видов.

Весьма характерна для Тувы и относительно широко распространена береза мелколистная. Несмотря на то что она описана более 120 лет тому назад, мы слабо знаем эту весьма ценную древесную породу. Так, например, во «Флоре СССР», «Флоре Западной Сибири» и других литературных источниках сообщается, что это — дерево 4—5 м высоты. В действительности же в благоприятных условиях рост ее не уступает широко распространенной в Сибири березе бородавчатой. Деревья высотой 14—16 м при диаметре 24—28 см на высоте груди не являются редкостью (рис. 1).

Рис. 1. Береза мелколистная в пойме р. Хендергей (Центральная Тува).

Ареал этой березы очень ограничен, в пределах СССР она встречается только на Алтае и в Тувинской АССР (рис. 2), за пределами Советского Союза ее ареал охватывает северные районы Монголии.

Чем же объяснить, что ареал березы мелколистной, в частности в Туве, очень ограничен, а в пределах ареала она встречается небольшими массивами или единично? Наконец, чем объяснить, что многие исследователи, посещавшие Туву, встречали березы высотой 4—5 м и, следовательно, у них сложилось неправильное представление об этой древесной породе?

У местного населения береза мелколистная пользуется широкой популярностью; тувинцы на протяжении всей своей истории использовали ее древесину для различных поделок, и в первую очередь для изготовления седел; хорошо известна она и русским, живущим в Туве.

Прочность ее древесины несравненно выше, чем у березы бородавчатой. Однако основная ценность ее заключается не в древесине ствола. Береза мелколистная развивает исключительно мощную комлевую часть и очень толстые корни, отходящие непосредственно от ствола. Их диаметр вблизи шейки корня иногда больше диаметра ствола на высоте груди. Древесина корней и комля имеет красивую текстуру и похожа на древесину карельской березы. Направление волокон в этой древесине неопределенное, в результате чего она не колется. Из корней и комля можно изготовлять прекрасные ложа для охотничьих ружей, столярные инструменты, различные шкатулки и т. д. В основном же комлевая часть используется на изготовление седел. Широкое использование древесины и привело к сокращению ареала этой березы, на протяжении многих лет она выкапывалась местным населением. При выкопке ее с корнями исключалась возможность вегетативного возобновления. Можно себе представить, какое количество берез уничтожалось в Туве ежегодно, если основным видом транспорта сотни лет были только верховые лошади. Нетронутыми оставались лишь отставшие в росте стволы низких диаметров, т. е. происходил как бы бессознательный отбор, ухудшающий качество этой породы. В связи с таким своеобразным использованием этих берез ареал этой породы в настоящее время резко сократился и продолжает сокращаться далее.

Береза мелколистная — порода, быстро растущая. По нашим наблюдениям, в благоприятных условиях роста деревья порослевого происхождения в возрасте 35—37 лет достигают высоты 12—14 м при диаметре на высоте груди 24—28 см, т. е. в скорости роста она не уступает широко распространенной в Сибири березе бородавчатой.

Характерна для березы мелколистной довольно узкая экологическая амплитуда — она занимает почти исключительно поймы и невысокие террасы в нижнем течении рек в пределах сухих степных котловин. Вертикальными границами ее распространения в Туве следует считать высоты 700—1200 м над ур. м. В этих условиях она чаще всего образует смешанные насаждения с тополем лавролистным, елью сибирской и лиственницей. Значительно реже ее можно встретить в нижней части крутых узких

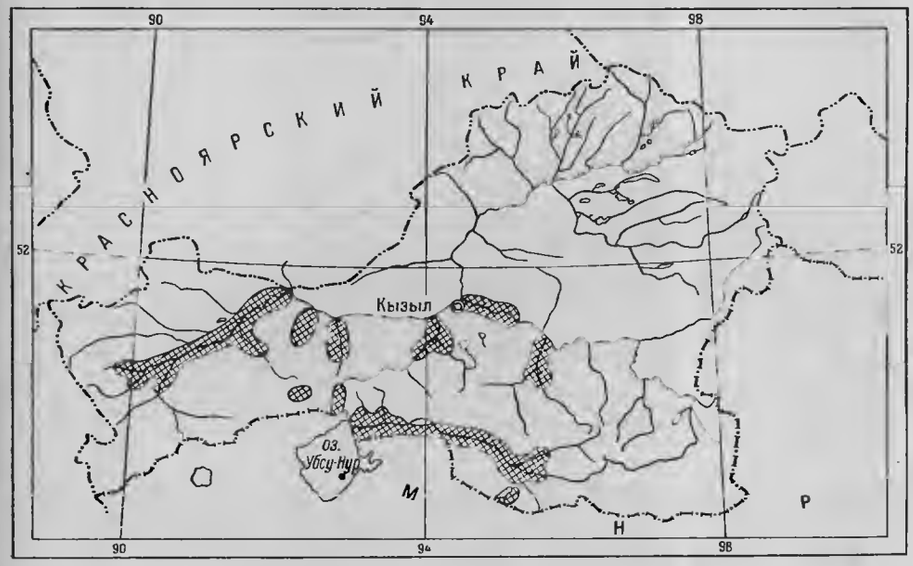


Рис. 2. Ареал березы мелколистной в Туве.

логов на северных и южных склонах хребта Танну-Ола. В настоящее время в Туве она встречается в долине р. Каа-Хем, вблизи оз. Тере-Холь, по рекам Хемчик, Тесь-Хем и в нижнем течении рек и речек, стекающих с южных и северных склонов хребта Танну-Ола (рис. 2).

В пределах своего ареала береза мелколистная встречается спорадически и часто в очень ограниченном количестве экземпляров. Так, в нижнем течении р. Манайлыг, стекающей с южных склонов хребта Танну-Ола, нами был найден всего один экземпляр березы высотой около 6 м. Всего лишь несколько экземпляров было найдено в логу против восточной оконечности оз. Чаготай и т. д. В районах же, менее населенных, по рекам Брень, Эрзин, Хемчик, Нарын-Гол и др., она встречается в значительном количестве. Вблизи оз. Убсу-Нур, в поймах рек Эрзина, Хемчика, Ирбитея, Торгалыка и др. березы высотой 14—16 м — явление обычное.

Характеристика древостоев *Betula microphylla* Bge. в различных пунктах Тувы

Номер пробной площади	Местонахождение древостоя	Состав древостоя [1]	Число стволов на 1 га	Сумма площадей сечения (в м²)	Сомкнутость крон	Средний диаметр (в см)	Средняя высота (в м)	Запас древесины на 1 га (в м³)
1	Пойма р. Брень в 7 км от с. Брень-Бай-Хак	9 Бм 1 Л+Б	1127	9.48	0.5	10.4	11.4	50.0
2	Пойма р. Соя вблизи с. Ильинка	9 Бм 1 Л+Е	860	12.85	0.5	13.8	13.6	55.0
3	Вблизи с. Ургузун (Шагонарский район)	10 Бм+Л	860	8.68	0.4	11.8	12.4	55.8
4	Левый берег р. Торгалык (Шагонарский район)	10 Бм+Л	726	20.92	0.7	19.3	16.1	169.0

[1] Бм — береза мелколистная.

Как видно из сказанного, береза мелколистная — чрезвычайно ценное дерево, мало уступающее в скорости роста, долговечности и по своим размерам широко распространенной в Сибири березе бородавчатой (см. таблицу и рис. 3); древесина мелколистной березы лучшего качества, нежели древесина березы бородавчатой.

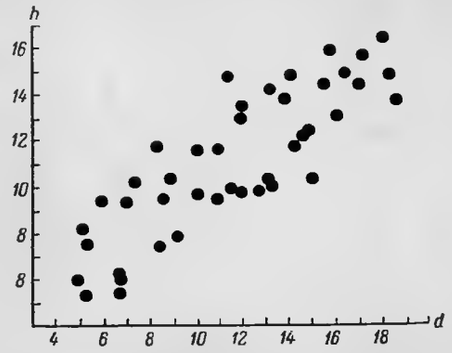


Рис. 3. Изменение высоты берез по ступеням толщины. Использованы данные обмера на пробных площадях № 1, 2, 3.

h — высота (в м); *d* — диаметр на высоте груди (в см).

Значительный интерес она представляет и как порода, пригодная для лесоразведения в степи, так как в отличие от других сибирских видов берез она наиболее приспособлена к условиям роста при высоких температурах и низкой влажности воздуха в степных котловинах Центральной Сибири.

Литература

Коропачинский И. Ю. (1959). Материалы к изучению типов кедровольственных лесов Восточного Танну-Ола. В кн.: Леса Тувы. — Смагин В. Н., Н. А. Софронов и С. А. Ильинская. (1957). К характеристике лесов и лесного хозяйства Тувы. Тр. Тувинск. комплексн. экспед., 3. — Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы. — Флора СССР. V. (1936). — Флора Западной Сибири. IV. (1930).

Центральный сибирский ботанический сад, Новосибирск.

(Получено 28 II 1964).

УДК 581.46 : 582.579

Б. Д. Гавриленко

ВАРЬИРОВАНИЕ ОКРАСКИ ЦВЕТКОВ *IRIS PARADOXA* STEV.

Iris paradoxa Stev. относится к числу наименее изменчивых по окраске цветка ирисов подсекции *Oncocyclus* (Siemss.) Benth. в Закавказье. В литературе указывается всего лишь две формы, на которые обратил внимание А. А. Гроссгейм (1940), описавший их под названиями f. *vulgaris* и f. *atrata*. Эти формы отличаются друг от друга главным образом окраской внутренних листочков околоцветника и общими размерами цветка. У первой формы внутренние листочки околоцветника лиловые, крупные, с волнистыми краями, а у второй они черно-фиолетовые, меньшего размера, с едва выраженной волнистостью. В природе они легко распознаются.

Изучение этих форм в естественных местообитаниях и в стационарных условиях позволило установить более глубокие отличия между ними: f. *atrata* зацветает на 5 дней раньше, нежели f. *vulgaris*, и на 10 дней, а иногда и позже заканчивает цветение; общая продолжительность цветения f. *vulgaris* составляет 16 дней, f. *atrata* — 26 дней. Вследствие того что эти формы нередко в природе произрастают на одних и тех же местах, между ними наблюдаются всевозможные переходы.

Долгое время казалось, что этими разновидностями исчерпывается формовое разнообразие ириса парадоксального. Наши исследования местообитаний этого растения в различных пунктах его ареала на Кавказе показали, что, помимо изменений окраски у форм, описанных Гроссгеймом, встречаются и другие изменения, преимущественно некоторое посветление внутренних листочков. Крайним примером этих изменений могут служить экземпляры, обнаруженные нами в районе горы Гюльгюли-Даг (классическое местообитание), характеризующиеся бледными беловатыми внутренними листочками околоцветника с сетью пурпурно-фиолетовых жилок и мельчайших точек между ними. Наружные листочки неизменны. Такие экземпляры очень напоминают по внешнему облику ирис Медведева из Зуванда.

Аналогичные по окраске экземпляры упоминаются и Дайксом (Dykes, 1913 г.) под названием var. *choschab* Hoog из Ирана (Хошабад). Дайкс также считает, что его ирис, возможно, идентичен ирису Медведева.

Мы не склонны выделять белоцветные ирисы в самостоятельные формы ириса парадоксального, но считаем, что дальнейшее изучение их расширит наши представления о природе этого растения, резко обособленного морфологически в пределах данной подсекции.

Экземпляры с белыми листочками околоцветника не следует игнорировать в цветоводстве, так как они могут иметь значение для селекционной работы в процессе интродукции этого интересного и ценного вида.

Все эти изменения в окраске внутренних листочков околоцветника относятся нами к категории незначительных отклонений от типа, наблюдаемых часто и почти повсюду в местах произрастания ириса парадоксального, и в сущности не меняют нашего представления о нем как о наименее изменчивом виде в пределах подсекции.

В процессе наблюдений над изменением окраски ириса парадоксального никогда не удавалось обнаружить проявление желтого пигмента, столь часто наблюдаемого среди других видов секции (Гавриленко, 1961). Тем интереснее была находка одной небольшой группы этого ириса на горе Гюльгюли-Даг (близ ж.-д. станции Акстафа Азербайджанской ССР), многочисленные цветки которой по окраске всех своих частей резко отличались от всех известных цветных форм.

В первую очередь заслуживают внимания желтая окраска наружных листочков околоцветника (обыкновенно не проявляющих тенденций к варьированию) и голубой цвет внутренних листочков.

Учитывая столь необычную окраску цветка, выходящую за пределы обычного варьирования ириса парадоксального, мы позволяем себе описать его как новую форму, дав ей название f. *mirabilis* f. n.

Iris paradoxa Stev. f. *mirabilis* B. Gawr. nov. f. Perigonii laciniae interiores pallide coeruleo-violaceae; laciniae externae citrinae.

Корневище и листья такие же, как у типичного ириса парадоксального. Внутренние листочки околоцветника широко овальные, 5.5 см длины и 3.4 см ширины, вертикально расположенные, бледно голубовато-фиолетовые, с более темными вильчато разветвленными жилками и мелкими точечками между ними; к основанию и по главной жилке окраска светлеет и переходит в желто-кремовую; основания ноготков гладкие, желтые, у перехода в основной цвет листочков с коричневыми точечками; наружные листочки околоцветника вниз отогнутые, ярко лимонно-желтые, продолговатые, 2×1.2 см, по форме не отличающиеся от ириса парадоксального, почти по всей поверхности покрыты плотной, ярко лимонно-желтой бородкой, занимающей 2/3 пластинки, по краю листочков — узкая кремовая полоска без волосков, на которой слегка намечаются коричневые редкие окончания жилок; в вершинной части пластинки очень темные, резко очерченные, толстые, до 1 мм, жилки сливаются у вершинного края в черно-фиолетовое бархатистое пятно; между бородкой и пятном широкая светло-кремовая поперечная полоска; лопасти столбика широкие, лепестковидные, сверху на желтовато-кремовом фоне с многочисленными пурпурно-фиолетовыми черточками и точками; гребни лопастей столбика слабо развиты; тычинки желтые, пыльца желтая; обертка зеленоватая, превышающая отгиб листочков околоцветника.

Местообитание: северо-восточные склоны горы Гюльгюли-Даг на высоте 300 м над ур. м. в полынной полупустыне с хорошо развитой эфемероидной растительностью. Цветение — в третьей декаде апреля. Экземпляры ириса образовали две мощно развитые группы, расположенные поблизости друг от друга и возникшие несомненно из одного материнского экземпляра, в каждой группе было по 5—8 цветков.

Судя по мощности развития растений и обилию цветков, можно заключить о жизнеспособности этой формы. Объяснить возникновение ее влиянием каких-либо экологических условий произрастания затруднительно, так как в цветке типичной формы ириса парадоксального нет даже намеков на присутствие желтого пигмента, характерного в той или иной степени для других видов ирисов этой секции (Гавриленко, 1961). По всей вероятности, f. *mirabilis* возникла при гибридогенном влиянии ириса Камиллы или ириса Шелковникова, встречающихся на холмах по левобережью р. Куры примерно в 3 км от места произрастания новой формы ириса парадоксального. Это расстояние легко преодолевается насекомыми-опылителями, шмелями Bombus и дикими пчелами Xylocopa.

В пользу предположения о гибридогенном происхождении описываемой формы говорит также наличие желтой бородки и желтого окрашивания листочков околоцветника у гибридных форм, возникших на стыках ареалов других видов этой секции с ареалами ириса Камиллы и ириса Шелковникова, что наблюдалось нами в районе между Салохлы II и Казах, на хребте Чабан-Даг, на Туз-Даг и в Шекинском нагорье.

Желтое окрашивание наружных листочков и бородки с резко выделяющимися черно-фиолетовыми сливающимися на вершине жилками в сочетании с голубоватыми внутренними листочками околоцветника придает данной форме исключительную декоративность. Возможность вегетативного размножения позволяет сохранить ее для распространения в декоративном цветоводстве и для целей гибридизации. Часть найденных нами экземпляров перенесена в живом виде на опытный участок Института ботаники Академии наук Грузинской ССР для дальнейших генетических исследований.

Литература

Гавриленко Б. Д. (1961). К изучению желтоцветных форм ирисов секции *Oncocyclus* Baker. Заметки по системат. и географ. растений Инст. бот. АН Груз.ССР.— Гроссгейм А. А. (1940). Флора Кавказа, II издание, 4.

Институт ботаники
Академии наук Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

(Получено 17 II 1964).

УДК 581.526.426 (574.4)

Л. Н. Грибанов

О ХАТУН-КАРАГАЙСКОМ БОРЕ В ВОСТОЧНО-КАЗАХСТАНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 4 рисунками

Южная граница ареала сосны обыкновенной в Северном Казахстане в настоящее время имеет крупный разрыв. Одни ученые полагают, что этот разрыв — следствие биологического угасания сосновых насаждений — реликтов ледникового периода, оказавшихся в несвойственных им современных климатических условиях и сохранившихся лишь в особо благоприятных убежищах. Другие, признавая реликтовый характер сосновых лесов в степях Северного Казахстана, считают, что сокращение площади этой почти сплошной когда-то полосы соснового леса между восточными склонами Южного Урала и западными склонами Южного Алтая произошло в основном в исторический период под влиянием антропогенных факторов; там, где это влияние было кратковременным, сосна снова завоевывает утраченные ею ранее позиции (рис. 1.).

В настоящее время в результате почти 10-летних полевых исследований и изучения исторических документов и литературных источников представилось возможным не только восстановить картографически местоположение целого ряда исчезнувших боров, но и выяснить причины громадного сокращения площади ныне существующих боров, а также обстоятельства, в результате которых отдельные сосновые леса исчезли совершенно и от них сохранились до наших дней лишь немногие сильно угнетенные, болезненные и перестойные сосенки и группы их (Грибанов, 1957, 1960).

Среди этого обширного списка исчезнувших боров особый интерес представляет Хатун-Карагайский бор, ныне известный под именем песков Кызыл-Кум, иногда называемых также Буконьскими.

Песчаный массив Кызыл-Кум расположен в северо-западной части Зайсанской котловины вдоль берега Иртыша, приблизительно под 48°30′ с. ш. и 83°30′ в. д. от Гринвича. С востока весь массив омывается водами Иртыша, с юга ограничивается течением р. Букони (левый приток Иртыша), а с запада — ее левым притоком, р. Кулуджун. Река Кулуджун берет начало в горах Калбинского хребта, откуда течет на юго-восток к оз. Казнаковскому; вытекая из него, она направляется на юг вдоль западной окраины песков Кызыл-Кум, где сливается с р. Буконью.

По происхождению описываемые пески относятся к древнеаллювиальным озерно-речным отложениям, подвергнувшимся впоследствии при обсыхании эоловой переработке под воздействием в основном юго-восточных ветров; это наложило отпечаток на расположение сформировавшихся крупных барханных цепей, длинной своей осью ориентированных в основном перпендикулярно указанному направлению (рис. 2).

Современный рельеф песчаного массива Кызыл-Кум довольно сложный. Происхождение его связано с аллювиальными и последующими эоловыми процессами, в результате которых более или менее отчетливо выделяются две группы: а) аллювиально-аккумулятивные формы рельефа с эоловой переработкой поверхности, представленные либо крупнобарханными цепями, либо песчаными буграми различной величины, причудливо чередующимися с понижениями между ними и котловинами выдувания (рис. 3); б) аллювиально-эрозионные формы рельефа, представленные зонами древнего размыва с аллювиальными террасами, среди которых наиболее четко выделяется так называемая Чушкалинская впадина, представляющая собой остатки древнего русла Иртыша, которое прослеживается в дальнейшем еще по нескольким озерам, расположенным в северной и северо-западной частях южной половины массива.

Рис. 1. Поселение сосны на ранее утраченной ею позиции. Южная граница Аманкарагайского бора, Кустанайская область, 1955 г.

Рис. 2. Общий вид аллювиально-аккумулятивных форм рельефа с эоловой переработкой поверхности. Хатун-Карагайский бор, 1961 г. Фот. Б. П. Левченко.

Согласно проведенному в 1952 г. агролесомелиоративной экспедицией Министерства лесного хозяйства Каз. ССР комплексному описанию Буконьского песчаного массива, покровная толщина его сложена в основном хорошо отсортированным мелкозернистым песком с большим содержанием пылеватых фракций. В центре массива пески хорошо заросли травяной растительностью, а по окраинам, где к ним примыкают естественные водопои, они разбиты пастьбой скота и подвергаются дефляции.

Почвенный покров в Кызыл-Кумах, согласно данным указанной выше экспедиции, развит недостаточно. На выровненных участках, на дне древних котловин выдувания и по заросшим пологим склонам бугров и барханных цепей, сформировались слабогумусированные дерновые песчаные почвы с недостаточно четко выраженным профилем. На остальной площади поверхность песков все еще подвержена процессам дефляции, песок хорошо отсортированный, мелкозернистый, с преобладанием частиц 0.05—0.25 мм.

Глубина залегания грунтовых вод в пределах описываемого песчаного массива неодинакова. В пойме Иртыша зеркало их обычно залегает на уровне зеркала реки, вскрываясь на глубине 3—3.5 м от дневной поверхности. В котловинах выдувания на аллювиально-аккумулятивных формах рельефа они вскрываются бурением на глубине 1.5—2 м, а на вершинах песчаных бугров и барханных цепей, в зависимости от относительной высоты местности, залегают на глубине 20—30—60 м и более.

Первые сведения о Хатун-Карагайском боре мы встречаем в геогностических описаниях «Киргизской степи», сделанных горным инженером Влангали, опубликованных в С.-Петербурге в 1853 г. Описывая свои впечатления от посещения этой местности в 1849 г., Влангали, между прочим, указывает, что вид гор, открывающихся с вершины Лайлы, очень обширен. «За Иртышем на востоке виден Нарымский хребет и некоторые вершины Курчумских гор, на юге горизонт замыкается Тарбагатаем, а на юго-востоке — горами Сайкан или Монрак. При устье Букони видна горная (черная) тень Хатун-Карагайского бора, а за ним светлые песчаные холмы» (Риттер, 1877 : 139). И несколько далее (стр. 144): «У подошвы Кой-Тас, ниже впадения ключа Кокрау, от Букони отделяется рукав, известный под именем Тальменка. По соединению Тальменки с Буконью, по песчаным холмам левой стороны реки простирается несколькими отдельными рощами Хатун-Карагайский бор. В Хатун-Карагайский бор, так же как и в Каиндинский, высылаются из Кокпектов партии для рубки строевого леса, и для этого здесь построены деревянные казармы».

Приведенные литературные данные свидетельствуют, что по современным пескам Кызыл-Кум на левобережье Иртыша еще в первой половине XIX в. произрастал сосновый бор, подвергавшийся усиленной вырубке казаками Кокпектинской станицы, для чего были организованы специальные партии. Уже в те годы бор не представлял сплошного массива, а был разорван на несколько отдельных «рощ». Таким образом, мы вправе полагать, что встречающиеся в описываемом песчаном массиве отдельные сосны и группы их свидетельствуют не о наступании леса на эту территорию, а о занятии сосной утраченных ею в XIX в. позиций вследствие хищнических рубок, неумеренной пастьбы скота, а возможно, и лесных пожаров, тушением которых в то время, конечно, никто не занимался.

Подтверждением сказанному может служить и то обстоятельство, что уже в начале нынешнего столетия о Хатун-Карагайском боре не упоминается в монографическом описании лесов Акмолинской и Семипалатинской областей (1911 г.), хотя в статье лесничего Деева описываются расположенный несколько севернее Хатун-Карагая «Каиндинский» бор и лесная дача «Песчанка», от которой в настоящее время сохранились лишь немногие отдельные сосны и группы их.

В первой половине XX в. была сделана попытка облесения Кызыл-Кумских песков сначала песчано-овражной партией лесного департамента (1915 г.), а затем специально организованной для этого Буконьской агробазой (1918—1936 гг.). Последняя за время своей деятельности произвела в песках посев и посадку саксаула, джузгупа, верблюжьей колючки, шелюги красной, тополей, клена ясенелистного, сосны и вяза гладкого — всего на площади 57.5 га. Однако от всех этих лесокультурных работ сохранились только отдельные деревца и небольшие группы их, а основная масса культур полностью погибла вследствие примитивной агротехники и жестких лесорастительных условий.

Какова же дальнейшая перспектива использования этого громадного песчаного массива в левобережье Иртыша, занимающего около 50 тыс. га площади? Если обратиться к имеющимся материалам и наблюдениям, то оказывается, что лес здесь рос в прошлом и вполне возможно эти непродуцирующие площади превратить в достаточно продуктивный лесной массив.

Наблюдения показывают, что в котловинах выдувания, под защитой подветренных крутых склонов песчаных бугров и барханов, начинает появляться самосев сосны, который постепенно, очевидно в особо благоприятные годы, поселяется и на более открытых пространствах (рис. 4).

Таким образом, и в современных очень жестких лесорастительных условиях сосна является достаточно биологически устойчивой, чтобы быть основой для создания здесь продуктивных насаждений. Но для этого необходимо хорошо изучить лесорастительные условия песков Кызыл-Кум, потребность сосны в защите от неблагоприятных условий создавшейся климатической и почвенно-гидрологической обстановки с тем, чтобы на этой основе разработать правильную агротехнику облесительных работ.

Рис. 3. Поселение сосны по заветренным склонам и в котловинах выдувания. Хатун-Карагайский бор, 1961 г. Фот. Б. П. Левченко.

Рис. 4. Сосна, принявшая кустообразную форму вследствие засыпания движущимся песком. Хатун-Карагайский бор, 1961 г. Фот. Б. П. Левченко.

Литература

Грибанов Л. Н. (1957). К истории степных боров Западной Сибири и Северного Казахстана. Бот. журн., 4. — Грибанов Л. Н. (1960). Степные боры Алтайского края и Казахстана. В сб.: Из казенных лесов Акмолинской и Семипалатинской областей. Омск, 1911. — Риттер К. (1877). Землеведение Азии. IV — дополнение к т. III, составленное П. П. Семеновым и Г. Н. Потаниным.

Казахстанский
научно-исследовательский
институт лесного хозяйства,
пос. Бармашино.

(Получено 13 V 1963).

УДК 581.526.53 : 582.85

Р. А. Ротов

СТЕПНАЯ РАСТИТЕЛЬНАЯ ГРУППИРОВКА С УЧАСТИЕМ *OPUNTIA STRICTA* HAW.

Род *Opuntia* Mill. не отмечен во «Флоре СССР». Вместе с тем в ряде южных районов страны уже длительное время существуют заросли заносных видов опунций, которые, как правило, встречаются в местностях, близких по климатическим условиям к субтропикам, — на Южном побережье Крыма, в Закавказье, юго-западной Туркмении. Исключение составляют заросли *Opuntia stricta* Haw., обнаруженные Ю. И. Косом в Кабардино-Балкарской АССР, расположенные в степной полосе умеренного пояса (Ротов, 1963). Согласно К. Бакебергу (Backeberg, 1958), ареал *Opuntia stricta* включает Кубу, Флориду и Южный Техас, откуда она была завезена на Канарские острова, в страны Средиземноморья, Индию и Австралию. Возникает вопрос, какими путями мог субтропический вид опунции проникнуть на Северный Кавказ. Наиболее вероятной причиной этого сравнительно редкого явления следует считать случай одичания растений комнатной культуры. Заросли *O. stricta* расположены в северо-восточной части Кабардино-Балкарской АССР на высокой правобережной террасе Терека. Почвы района светло-каштановые, маломощные, хрящеватые, подстилаемые глубокими галечниками. При обследовании зарослей удалось установить,что в непосредственной близости от места их произрастания находилась старая немецкая колония. *O. stricta* широко известна в комнатной культуре. Поэтому имеются все основания предполагать ее наличие и у колонистов. Остается невыясненным, попала ли опунция в природные условия случайно или же имел место успешный эксперимент, поставленный любителями.

Не лишено основания и предположение о возможности заноса растения из другого пункта. Помимо Кабардино-Балкарии, заросли *O. stricta* отмечены еще в окрестностях Тбилиси, где они известны около 100 лет. По нашим наблюдениям, опунции здесь ежегодно обильно плодоносят, образуя полноценные, нормально прорастающие семена. О том, что семенные зачатки растений могут переноситься из Закавказья на Северный Кавказ, говорит следующий факт. На территории Кабардино-Балкарии вместе с *O. stricta* нами обнаружены растения *Eremopoa oxyglumis* (Boiss.) Roshev и *Paspalum dilatatum* Poir. Оба вида указываются во «Флоре СССР» (т. II) для областей Закавказья. Особенно показателен *Paspalum dilatatum*, родиной которого является Южная Америка. Отсюда вначале он был занесен в Южную Европу, затем попал в Западное Закавказье и в настоящее время проник на Северный Кавказ.

O. stricta входит в состав небольшого участка полынно-бородачевой степи, образуя единственную в своем роде полынно-бородачево-опунциевую группировку. Согласно Е. М. Лавренко (1956), полынно-бородачевые степи из *Artemisia taurica* Willd. и *Andropogon ischaemum* L., как правило, приурочены к повышенным частям правобережных террас Терека. По данным Е. В. Шифферс (1956), фитоценозы со значительным участием бородача широко распространены в предгорьях и низкогорьях Северного Кавказа, где он является наиболее энергичным пионером задернения обнаженного субстрата. Задерняя галечники и рыхлые продукты выветривания горных пород, *Andropogon ischaemum* вначале образует пионерные группировки с несомкнутым покровом, а затем более сомкнутые разнотравно-бородачевые сообщества, которые в зависимости от характера местообитаний сменяются бородачево-ковыльными, бородачево-типчаковыми или бородачево-полынными ассоциациями. Постоянным спутником бородача является *Teucrium polium* L.

Растительная группировка с участием опунции представляет собой сильно нарушенный степной фитоценоз с эдификаторами *Andropogon ischaemum*, *Artemisia taurica* и *Opuntia stricta*. В состав группировки входит 62 вида цветковых растений разнородных ценотических групп. Это прежде всего растения каменисто-галечниковых местообитаний (*Andropogon ischaemum*, *Teucrium polium*, *Euphorbia segueriana*, *Hypericum elegans*, *Linosiris villosa*, *Dianthus lanceolatus*, *Melica transsilvanica*, *Salvia verticillata*, *Bupleurum brachiatum*, *Asperula humifusa*, *Lappula barbata*), сухостепные (*Artemisia taurica*, *Agropyron cristatum*, *Medicago coerulea*, *Consolida orientale*, *Xeranthemum annuum*), степные (*Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, *Achillea setacea*, *Thymus marschallianus*, *Crepis pannonica*, *Salvia nemorosa*, *Iris taurica*, *Phlomis pungens*, *Galium verum*, *Alcea rugosa*, *Thalictrum minus*, *Marrubium praecox*), сорно-степные (*Artemisia scoparia*, *Bromus japonicus*, *Brassica elongata*, *Falcaria sioides*, *Cichorium inthybus*) и сорные (*Amaranthus paniculatus*, *Sonchus asper*, *Setaria verticillata*, *Malva neglecta*, *Ballota nigra*, *Chenopodium sosnowskyi* и другие виды).

Входящая в состав фитоценоза опунция растет плотными куртинами, занимающими элементы рельефа с уклоном в южном и юго-западном направлениях. Степная растительность размещается между ними. Внутри куртин встречаются лишь единичные особи *Achillea setacea*, *Agropyron cristatum*, *Andropogon ischaemum*, *Melica transsilvanica* и *Stipa capillata*.

Популяция *Opuntia stricta* представлена различными возрастными группами от проростков до взрослых плодоносящих растений. Ювенильные особи составляют около 5% от количества взрослых.

Литература

Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. Растит. покров СССР, II. — Ротов Р. А. (1963). Одичавшие опунции на Кавказе. Бюлл. Главн. бот. сада, 48. — Шифферс Е. В. (1956). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодия. — Backeberg C. (1958). Die Cactaceae, I.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 30 III 1964).

УДК 581.524.44 (571.56)

Н. Г. Москаленко

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ НОРИЛЬСКА

С 2 рисунками

Растительный покров севера Средне-Сибирского плоскогорья до сих пор еще остается недостаточно изученным (Сочава и Городков, 1956). В предлагаемой работе приводится описание растительных сообществ северо-западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья — так называемого Норильского плато и долины р. Норильской, отделяющей Норильское плато от остального массива Средне-Сибирского плоскогорья. Растительный покров изученного автором района слабо освещен в геоботанической литературе.

Непосредственно растительности района Норильска посвящены только работы Л. В. Шумиловой (1933) и Н. И. Пьявченко (1957, 1963); из работ же, дающих описание растительных сообществ соседних территорий (Кузнецов, 1916; Виноградова, 1937; Самбук, 1937; и др.), можно составить лишь приблизительное представление о растительном покрове интересующей нас местности. В вышеупомянутых работах Шумиловой и Пьявченко охарактеризованы только важнейшие растительные формации долины Норильской; в них содержится очень мало данных о растительности Норильского плато.

В 1962—1963 гг., работая в районе Норильска в составе экспедиционного отряда Всесоюзного научно-исследовательского института гидрогеологии и инженерной геологии, автор проводила изучение растительного покрова района Норильска как индикатора геокриологических и литологических условий.

Одновременно был собран довольно значительный материал и по растительности окрестностей города.

Климат Норильска резко континентальный, разница в среднемесячных температурах января и июля превышает 40°. Среднегодовая температура воздуха Норильска, расположенного на 3° севернее полярного круга, —8.4°, средняя температура июля +13.8°. Характерной климатической особенностью района являются частые сильные ветры, средняя скорость которых зимой достигает 7 м/сек. Среднее годовое количество

Распределение растительных сообществ окрестностей Норильска в зависимости от рельефа, глубины сезонного протаивания и механического состава почв и почвообразующих пород

Растительные сообщества	Рельеф	Глубина сезонного протаивания (в м)	Механический состав почв и почвообразующих пород
I. Растительные сообщества пойменной террасы			
Ивовые и ивово-ольховые сообщества с осокой вилюйской, хвощом и разнотравьем.	Слабо наклонная к реке пойменная терраса.	Более 2.	Пылеватые суглинки.
Гипново-осоковые болота.	Старичные понижения на пойменной террасе, окраины озер надпойменных террас.	Более 2.	Торф.
II. Растительные сообщества II надпойменной террасы			
Лиственнично-березовые и березово-лиственничные леса с хвощом и кустарничками.	Пологохолмистая II надпойменная терраса.	0.8—1	Пылеватые суглинки и глины.
Лиственничные леса с хвощом и кустарничками.	То же.	0.6—0.8	Пылеватые суглинки и глины.
Осоково-кустарничковые и злаково-кустарничковые тундры.	» »	0.8—1	Супеси.
Лиственничные редколесья и редины с кустарниками, кустарничками и мхами.	» »	0.4—0.6	Маломощный торф (0.1—0.3 м) на пылеватых суглинках и глинах.
Багульниково-ерниковые тундры.	» »	0.4—0.6	
Мохово-багульниково-морошковые торфяники.	Торфяные бугры пучения на II надпойменной террасе.	0.3—0.4	Торф.
III. Растительные сообщества III надпойменной террасы и плато			
Разнотравно-кустарничковые тундры.	Вершины и склоны холмов III надпойменной террасы.	0.8—1	Суглинки с обломочным материалом.
Лиственничные редколесья и редины с осокой и кустарничками.	Склоны холмов III надпойменной террасы.	0.8—1	То же.
Кустарничково-ольховые тундры.	То же.	0.6—0.8	» »
Кустарничково-осоковые тундры.	» »	0.5—0.7	Суглинки с обломочным материалом.
Мохово-осоково-пушицевые и мохово-осоково-пушицевые тундры.	» »	0.5—0.7	Маломощный торф (0.2—0.3 м) на суглинках с обломочным материалом.

Продолжение

Растительные сообщества	Рельеф	Глубина сезонного протаивания (в м)	Механический состав почв и почвообразующих пород
Мохово-кустарничково-пушицевые, мохово-пушицево-кустарничковые и мохово-кустарничковые тундры.	Выровненные участки III надпойменной террасы и склонов плато.	0.25—0.4	То же.
Гипново-пушицево-кустарничковые торфяники.	Понижения на III надпойменной террасе.	0.3—0.5	Торф.
Мохово-пушицево-осоковые и мохово-разнотравно-осоковые тундры.	Долины ручьев III надпойменной террасы и плато.	0.7—1	Суглинки с галькой и щебнем.
Хвощево-ивовые тундры.	Долины ручьев III надпойменной террасы.	0.7—1	То же.
Разнотравно-осоковые тундры.	Долины ручьев на плато.	Более 1	» »
Мохово-ивово-осоковые и мохово-ивово-пушицевые тундры.	Полосы стока на плато.	0.5—0.7	Суглинки со щебнем.
Мохово-травяно-кустарниковые тундры.	То же.	0.5—0.7	То же.
Щебнистые разнотравно-кустарничковые тундры.	Верхние части склонов плато.	Более 1	Маломощные суглинки со щебнем, подстилаемые глыбово-обломочным материалом.
Растительность каменных пустынь.	Поверхность плато.	Более 1.5	Глыбово-обломочный материал.

осадков составляет всего лишь 300 мм, однако относительная влажность воздуха высокая (75.0%). Устойчивый снежный покров образуется в I декаде октября, исчезает в конце мая—начале июня; максимальная мощность покрова от 66 до 124 см наблюдается в марте, в горных ущельях достигает 11 м.

Норильское плато имеет довольно сглаженный рельеф, преобладают пологие увалы и округлые возвышенности, но местами встречаются и крутые уступы. Абсолютные отметки поверхности плато составляют 470—700 м. Почвообразующими породами на плато являются современные элювиальные отложения (elQ_4), представленные щебнисто-глыбовым материалом, делювиальные (dQ_4) и делювиально-солифлюкционные (dSQ_4) отложения, главным образом суглинки со щебнем. Отмеченные отложения залегают на эффузивных породах триаса — базальтах, порфиритах и туфолавах — и на интрузивных породах, представленных габбродиабазами, габбро и другими основными породами.

В долине р. Норильской ясно выделяются три террасы: первая, пойменная терраса, образующая слабо наклонную поверхность с абсолютными отметками 40—45 м; вторая, надпойменная терраса, имеющая отметки 50—70 м и изобилующая многочисленными озерами, и третья, надпойменная терраса, с типичным моренным ландшафтом и абсолютными отметками 80—170 м. Пойменная терраса сложена современными аллювиальными отложениями — пылеватыми суглинками. На второй надпойменной террасе развиты древнеозерные отложения (lQ_{2-3}), представленные главным образом суглинками и глинами, реже супесями и песками, и современные отложения торфа (hQ_4), а на третьей надпойменной террасе распространены моренные отложения (glQ_2, glQ_3) — суглинки и супеси с обломочным материалом.

Район исследований располагается в подзоне лесотундры. Растительный покров его отличается значительным разнообразием и сложностью. Распределение растительных сообществ в зависимости от некоторых экологических условий показано в таблице.

I. Растительные сообщества пойменной террасы

Как видно из таблицы, для пойменной террасы, сложенной аллювиальными суглинками, характерны ивовые и ивово-ольховые сообщества с осокой, разнотравьем и хвощом. Наиболее низкие уровни пойменной террасы занимают ивовые кустарники. Наибольшим распространением пользуется ассоциация Salix lanata—Carex wiluica. Густой кустарниковый ярус (сомкнутость 0.6) в этой ассоциации образует ива мохнатая *Salix lanata* L. высотой 1—2 м, к которой обычно примешаны ива копьевидная, ива грушанколистная и др. В разреженном травяном покрове доминирует осока *Carex wiluica* Meinsh., образующая резко выраженные кочки высотой 0.1—0.3 м и диаметром 0.2—0.5 м; местами в покрове господствуют упомянутый вид осоки и гигрофильное разнотравье — *Veronica longifolia* L., *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *Cardamine macrophylla* Willd. или осока вилюйская и хвощ луговой *Equisetum pratense* Ehrh.

В фон ивовых кустарников небольшими участками вкраплены заболоченные луга с осокой вилюйской и осокой водной в травяном покрове с напочвенным покровом из зеленых мхов.

К более высоким уровням пойменной террасы приурочены ивовые и ивово-ольховые лесные сообщества с хвощом, разнотравьем и злаками. Древесный ярус в этих сообществах составляет ива поздняя *Salix serotina* Pall. или ольха кустарная *Alnus fruticosa* Rupr. и тот же вид ивы, имеющие высоту 6—10 м. Сомкнутость крон древостоя составляет 0.3—0.5. Иногда здесь бывает развит подлесок из ивы мохнатой и ивы копьевидной. В пышно развитом травяном покрове преобладают хвощ луговой и разнотравье — *Veronica longifolia* L., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. или вейник *Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin., мятлик луговой *Poa pratensis* L. и те же виды разнотравья (рис. 1).

По старичным понижениям, на месте заросших и по окраинам зарастающих озер, распространены гипново-пушицево-осоковые и гипново-осоковые болота. Травяной покров этих болот составляют осоки *Carex aquatilis* Whlb. и *C. chordorrhiza* Ehrh. с участием пушиц *Eriophorum russeolum* Fries и *E. scheuchzeri* Hoppe, часто встречаются такие растения, как *Carex canescens* L., *Comarum palustre* L., *Equisetum heleocharis* Ehrh. и др. Сплошной напочвенный покров образован гипновыми мхами *Drepanocladus* sp., *Calliergon* sp. Гипново-осоковые болота связаны постепенными переходами с гипново-осоковыми сплавинами зарастающих озер, составленными осокой *Carex aquatilis* Whlb., вахтой *Menyantes trifoliata* L., сабельником *Comarum palustre* L. и гипновыми мхами. Описанные сообщества распространены также и по окраинам зарастающих озер на II надпойменной террасе.

II. Растительные сообщества II надпойменной террасы

На II надпойменной террасе на древнеозерных суглинках и глинах широко распространены лиственнично-березовые и березово-лиственничные редкостойные леса с хвощом и кустарничками, покрывающие склоны пологих холмов. Древостой здесь обычно имеет двуярусное сложение: 1-й ярус образует лиственница *Larix sibirica* Ledeb., высотой 13—15 (18) м, к которой часто примешана ель, а 2-й ярус составляет береза извилистая *Betula tortuosa* Ledeb., имеющая высоту 7—10 м. Иногда встречаются одноярусные древостои из лиственницы и березы, высотой 10—13 м. Сомкнутость крон древесного яруса 0.3—0.4 (0.5). Ярус подлеска образован ольхой кустарной, высотой 3—5 м, с участием ивы поздней и можжевельника *Juniperus sibirica* Burgsd. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют хвощ луговой и кустарнички *Vaccinium uliginosum* L. и *V. vitis-idaea* L.; обильны также *Rubus arcticus* L., *Linnaea borealis* L. и др. Напочвенный покров обычно развит слабо и образован зелеными мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp. и др.

Среди березово-лиственничных и лиственнично-березовых редкостойных лесов изредка небольшими участками вкраплены лиственничные с хвощом и кустарничками. Состав подлеска и травяно-кустарничкового яруса в лиственничных и березово-лиственничных редкостойных лесах довольно близкий.

На выровненных участках II надпойменной террасы на оторфованных суглинках и глинах произрастают заболоченные лиственничные редколесья и редины с кустарниками, кустарничками и мхами. Очень разреженный древесный ярус, сомкнутость крон которого равна всего 0.1 и менее, образован здесь лиственницей, имеющей высоту 5—7 м. Иногда бывает развит верхний кустарниковый ярус, представленный ольхой кустарной и ивой поздней, высотой 1—3 м. Очень характерен ярус низкорослых кустарников, высотой 40—60 см, образованный багульником *Ledum palustre* L. и ерником *Betula nana* L. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают голубика, реже брусника и вороника. Напочвенный покров составлен мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* Hedw., к которым примешаны лишайники *Cetraria islandica* Ach., *C. cucullata* Ach.

На повышенных участках II надпойменной террасы повсеместно распространены багульниково-ерниковые и ерниково-багульниковые тундры. Верхний ярус в этих сообществах, достигающий высоты 50—60 см, составляют ерник и багульник. В травяно-кустарничковом ярусе здесь обильны брусника, морошка *Rubus chamaemorus* L., голубика, вороника, кассандра *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. Напочвенный покров, обычно хорошо развитый, образован мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.,

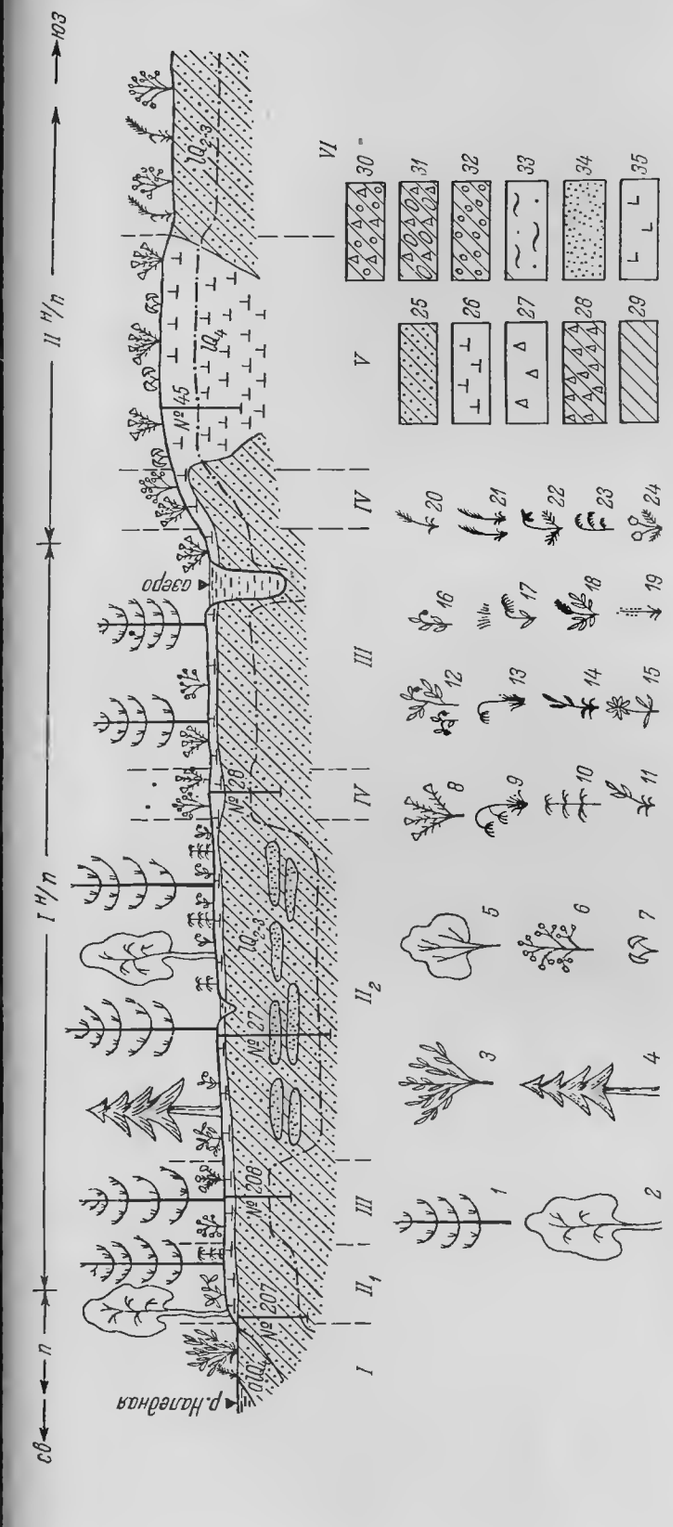


Рис. 1. Геоботанический профиль № 2 в долине р. Норильской.

I — ивняк; *II₁* — березово-лиственничный редкостойный лес с хвощом и кустарничками; *II₂* — елово-лиственнично-березовый редкостойный лес с хвощом и кустарничками; *III* — лиственничное редколесье с кустарниками, кустарничками и мхами; *IV₁* — багульниково-ерниковая тундра; *V* — мохово-багульниково-морошковый торфяник; *VI* — кустарничково-злаковая тундра; *1* — *Larix sibirica* Ledeb.; *2* — *Betula tortuosa* Ledeb.; *3* — *Salix* L.; *4* — *Picea obovata* Ledeb.; *5* — *Alnus fruticosa* Rupr.; *6* — *Betula nana* L.; *7* — *Rubus chamaemorus* L.; *8* — *Ledum palustre* L.; *9* — *Eriophorum angustifolium* Roth; *10* — *Equisetum pratense* Ehrh.; *11* — *Carex aquatilis* Wahlb.; *12* — *Vaccinium uliginosum* L.; *13* — *Eriophorum vaginatum* L.; *14* — *Carex hyperborea* Drej. s. l.; *15* — *Dryas octopetala* L.; *16* — *Vaccinium vitis-idaea* L.; *17* — *Eriophorum russeolum* Fries; *18* — *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch.; *19* — *Festuca brevifolia* R. Br.; *20* — *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) P. B.; *21* — *Carex wiluica* Meinsh.; *22* — *Novosieversia glacialis* (Adams) Bolle; *23* — *Cassiope tetragona* (L.) D. Don; *24* — *Oxytropis arctica* R. Br.; *25* — суглинки пылеватые; *26* — торф; *27* — щебень и обломки коренных пород; *28* — суглинки со галькой; *29* — суглинки; *30* — суглинки со щебнем и галькой; *31* — суглинки со щебнем, галькой и валунами; *32* — суглинки с галькой; *33* — глина с галькой; *34* — пески; *35* — скальные породы; *п* — пойменная терраса; *н/п* — надпойменная терраса. *Вертикальными прерывистыми линиями* показаны границы между растительными сообществами, *сплошной линией* — границы литологических разностей, *штрих-пунктирной линией* — граница отаивания мерзлоты, *вертикальными прямыми линиями* — места заложения шурфов.

Polytrichum sp. и лишайниками *Cladonia sylvatica* Hoffm., *C. rangiferina* Web., *Cetraria islandica* Ach., *C. cucullata* Ach.

На гарях на II надпойменной террасе развиваются кустарничково-злаковые сообщества, в кустарничково-травяном покрове которых господствуют вейник *Calamagrostis neglecta* Ehrh., голубика, багульник и ерник, а в напочвенном покрове — *Polytrichum strictum* Sm. Для свежих пожарищ характерны густые заросли иван-чая *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop.

В западной части II надпойменной террасы на супесчаных древнеозерных отложениях распространены осоково-кустарничковые и злаково-кустарничковые тундры. В этих тундрах в травяно-кустарничковом ярусе доминируют голубика, осока *Carex hyperborea* Drej. s. l., вейник *Calamagrostis neglecta*, арктическая полевица широколистная *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., брусника, обильны также ерник, пушица *Eriophorum vaginatum* L., мятлик луговой, вороника, багульник. Обычно слабо развитый напочвенный покров представлен мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum* sp. и лишайниками *Cetraria nivalis* Ach., *C. cucullata* Ach., *Cladonia sylvatica* Hoffm., *Nephroma arcticum* Torss., *Alectoria ochroleuca* Mass.

Для II надпойменной террасы типичны торфяные бугры пучения, к которым приурочены мохово-багульниково-морошковые торфяники, разбитые морозобойными трещинами на отдельные полигоны до 20 м в диаметре. Травяно-кустарничковый ярус здесь образован багульником и морошкой, довольно обильны ерник, голубика, брусника, пушица влагалищная, *Andromeda polifolia* L. и вейник незамечаемый. Хорошо развит напочвенный покров из мхов *Polytrichum commune* Hedw., *Aulacomnium palustre* Schwaegr., *Sphagnum* sp., особенно густой по трещинам и ложбинкам, где в сплошной фон из мхов вкраплены лишь отдельные экземпляры кустарничков; имеются и трещины, в которых обнажается торф. Пятнами встречаются лишайники: *Cetraria nivalis* Ach., *C. cucullata* Ach., *Cladonia sylvatica* Hoffm., *C. rangiferina* Web., *Nephroma arcticum* Torss.

III. Растительные сообщества III надпойменной террасы и плато

Специфичными растительными сообществами III надпойменной террасы являются разнотравно-кустарничковые и кустарничково-разнотравные тундры, распространенные по вершинам и верхним частям склонов холмов, сложенных моренными суглинками (рис. 2). Микрорельеф в этих тундрах представлен плоскими буграми высотой 0.3—0.4 и 2—5 м в диаметре, разделенными морозобойными трещинами и западинами. Для разнотравно-кустарничковых тундр, занимающих местоположения с маломощным снежным покровом, типичны пятна суглинка с галькой, лишенные растительного покрова; на зарастающих пятнах встречаются отдельные экземпляры *Nardosmia gmelini* DC., *Senecio resedifolius* Less., *Dendranthema mongolicum* (Ling.) Tzvel., *Juncus biglumis* L. В травяно-кустарничковом ярусе разнотравно-кустарничковых тундр, имеющем высоту 10—20 см, доминируют *Dryas octopetala* L., *Astragalus frigidus* (L.) Bge., *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch., *Oxytropis arctica* R. Br., *Salix glauca* L., *S. recurvigemmata* A. Skvortsov.

Напочвенный покров обычно составлен зелеными мхами — *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp., *Aulacomnium palustre* Schwaegr. с участием лишайников *Thamnolia vermicularis* Ach., *Cetraria cucullata* Ach., *C. nivalis* Ach., *Alectoria ochroleuca* Mass. и др. Растительный покров этих тундр отличается значительной мозаичностью, обусловленной особенностями микрорельефа. Дриада, астрагал, остролодочник, копеечник, горец *Polygonum viviparum* L., овсяница *Festuca brevifolia* R. Br. и ряд других растений приурочены к буграм, а к нижним частям склонов бугров и западинам тяготеют кустарники и кустарнички — ивы отогнутопочковая и сетчатая, ерник, голубика, *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, некоторые травянистые растения — *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bge., *Carex hyperborea* Drej. s. l., *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg., *Claytonia arctica* Adams и др. — и мхи. Разнотравно-кустарничковые тундры отличаются большой видовой насыщенностью (до 50 видов на 100 кв. м) и четко выраженной сменой красочных аспектов, создаваемых цветущим разнотравьем.

По средним и нижним частям склонов холмов III надпойменной террасы встречаются лиственничные редколесья и редины с осокой и кустарничками. Наиболее часто встречается ассоциация Larix sibirica-Alnus fruticosa-Vaccinium uliginosum+Carex hyperborea s. l. Древесный ярус, составленный лиственницей, высотой 5—7 м, в этих фитоценозах сильно разрежен (сомкнутость крон 0.1 и менее). В подлеске обычны ольха кустарная, ивы мохнатая и поздняя. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают голубика или голубика и осока гиперборейская, реже багульник или ива сетчатая *Salix reticulata* L. Напочвенный покров обычно развит слабо и образован зелеными мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp. с примесью лишайников *Cetraria nivalis* Ach. и *C. cucullata* Ach.

На склонах холмов с довольно мощным (не менее 1 м) снежным покровом распространены кустарничково- и осоково-кустарничково-ольховые тундры. В микрорельефе здесь, как и в разнотравно-кустарничковых тундрах, типичны плоские бугры, высотой до 0.5 м и диаметром 2—4 м. На буграх встречаются пятна суглинка с галькой, не покрытые растительностью. Ольховые тундры отличаются довольно сложным ярусным расчленением: 1-й ярус составляют ольха кустарная и ива мохнатая, имеющие высоту 80—100 см, 2-й ярус слагают ерник, багульник, копеечник и астрагал холодный, высотой 30—40 см, в 3-м сосредоточена основная масса надземных органов

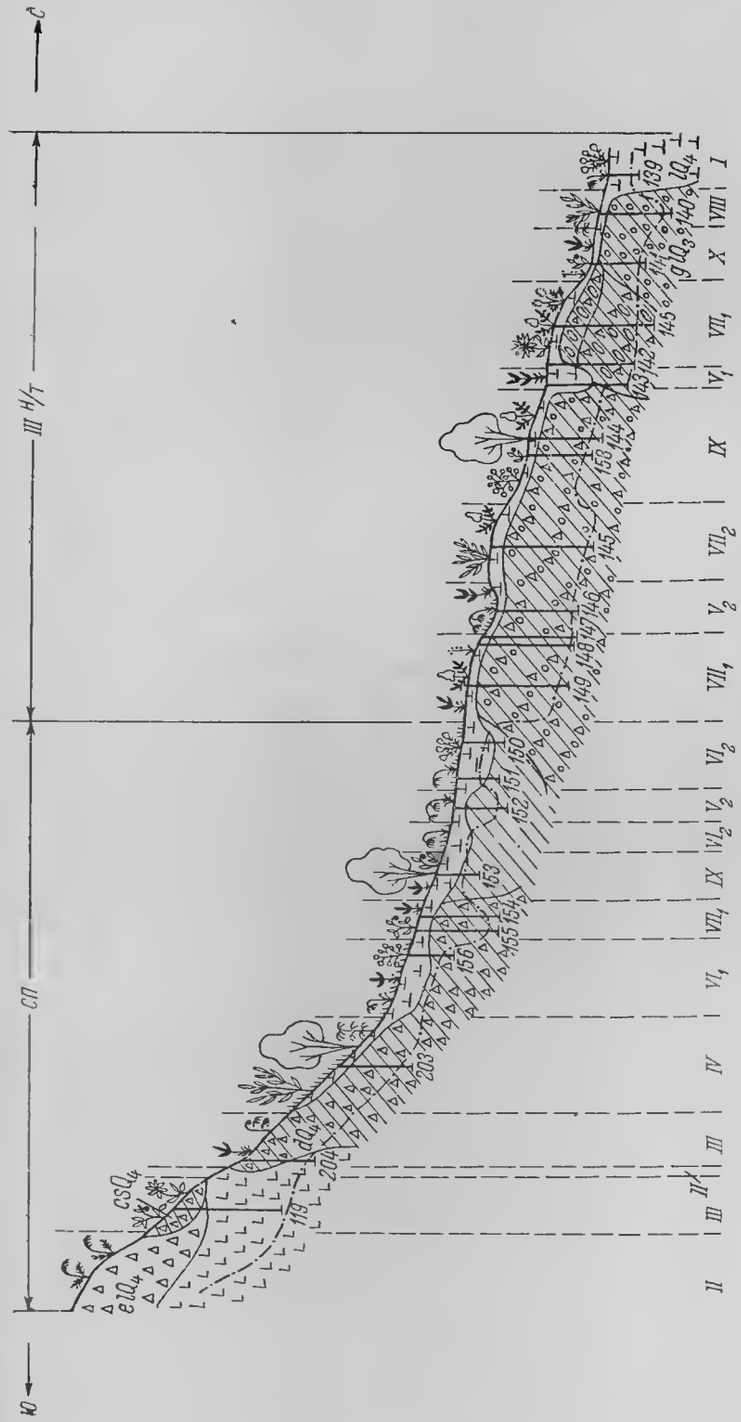


Рис. 2. Геоботанический профиль № 1 через склон г. Шея.

СП — склон плато. *I* — гипново-пушицево-кустарничковый торфяник; *II* — каменная пустыня; *III* — щебнистая разнотравно-кустарничковая тундра; *IV* — мохово-травяно-кустарниковая тундра; V_1 — мохово-ивово-осоковая тундра; V_2 — мохово-ивово-пушицевая тундра; VI_1 — мохово-кустарничковая тундра; VI_2 — мохово-пушицево-кустарничковая тундра; VII_1 — разнотравно-кустарничковая тундра; VII_2 — кустарничково-разнотравная тундра; *VIII* — хвощево-ивовая тундра; *IX* — кустарничково-ольховая тундра; *X* — кустарничково-осоковая тундра. Условные обозначения растений объяснены при рис. 1.

кустарничков и травянистых растений, не превышающих высоты 20 см, — голубика, брусника, дриада, осока гиперборейская и др., 4-й ярус образован мхами *Aulacomnium palustre* Schwaegr., *Dicranum* sp. и лишайниками *Cetraria islandica* Ach., *C. cucullata* Ach., *Cladonia gracilis* Willd. Характерна мозаичность растительного покрова — дриада, брусника, копеечник, остролодочник и другие растут на буграх, а ольха, ерник, осока и мхи связаны с понижениями.

Наибольшие площади по склонам холмов III надпойменной террасы занимают кустарничково-осоковые и мохово-осоково-кустарничковые тундры, микрорельеф в этих тундрах образуют бугры высотой 0.2—0.4 м и диаметром до 1 м и плотные кочки пушицы, высотой 0.1—0.2 м и диаметром до 0.3—0.4 м. Местами здесь встречаются пятна обнаженного суглинка. Травяно-кустарничковый ярус, высотой 10—20 см, образован осокой гиперборейской, ивой красивой *Salix pulchra* Cham., голубикой, брусникой, пушицей влагалищной, ерником, багульником и др. В кустарничково-осоковых тундрах напочвенный покров представлен приуроченными к западинам пятнами зеленых мхов *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Aulacomnium palustre* Schwaegr., *Dicranum* sp., которые в мохово-осоково-кустарничковых тундрах часто образуют почти сплошной покров.

На выровненных участках пологих склонов холмов на оторфованных моренных суглинках встречаются мохово-осоково-кустарничково-пушицевые и мохово-осоково-пушицевые кочкарные тундры с резко выделяющимися кочками, образованными пушицей. Видовой состав кустарничково-травяного яруса этих тундр близок к составу мохово-осоково-кустарничковых тундр, но несколько беднее видами.

На участках с маломощным снежным покровом в условиях наименьшей глубины сезонного протаивания (0.25—0.4 м) и высокой льдонасыщенности многолетнемерзлой толщи распространены очень своеобразные мохово-пушицево-кустарничковые тундры. Кустарнички ерник, голубика, багульник, ива красивая и сизая очень низкорослы (10—12 см), ветви их несут на себе следы снеговой коррозии, травяно-кустарничковый ярус разреженный. Характерной особенностью сплошного мохового покрова, образованного *Aulacomnium palustre* Schwaegr. и другими зелеными и сфагновыми мхами, является наличие в нем участков с отмершими мхами, приуроченных к положительным элементам рельефа, с которых зимой сдувается снег. Под черными пятнами отмерших мхов наблюдается наименьшая глубина сезонного протаивания (0.25 см). В напочвенный покров местами вкраплены лишайники *Alectoria nigricans* Nyl. и *Cetraria cucullata* Ach. В тех же условиях рельефа, что и мохово-пушицево-кустарничковые тундры, отмечены также мохово-кустарничковые и мохово-кустарничково-пушицевые тундры, близкие к ним по своему видовому составу, строению и внешнему облику.

К плоским и пониженным участкам III надпойменной террасы приурочены гипново-пушицево-кустарничковые торфяники. Растительный покров этих торфяников отличается ясно выраженной комплексностью, связанной с особенностями микрорельефа. Поверхность этих торфяников разбита морозобойными трещинами и ложбинами, глубиной 0.3—0.5 и шириной 0.3—2 м, на крупные полигоны (10—30 м в диаметре). Мощность сезонноталого слоя на полигонах составляет 0.3—0.4 м, а по трещинам она возрастает до 0.5 м. На полигонах отмечены пятна обнаженного торфа. В травяно-кустарничковом ярусе полигонов преобладают ерник, голубика, багульник, ива красивая, андромеда и морошка. Среди кустарничков пятнами встречаются мхи *Polytrichum* sp., *Dicranum* sp. и лишайники *Cetraria cucullata* Ach., *Cladonia sylvatica* Hoffm. и *C. rangiferina* Web. В мочажинах — гипновые мхи *Drepanocladus* sp., *Calliergon* sp., образующие сплошной покров, а в травяном покрове здесь преобладают пушицы *Eriophorum angustifolium*, *E. russeolum* Fries, *E. vaginatum* L. или пушицы и осоки, с *Carex rotundata* Whlb.

В долинах ручьев и по нижним частям склонов холмов, где снежный покров отличается значительной мощностью, развиты хвощево-ивовые тундры. В этих тундрах имеется кустарниковый ярус высотой 70—80 см, образованный ивой мохнатой, а в кустарничково-травяном ярусе здесь доминируют хвощ луговой и болотный; часто встречаются ива сетчатая, нардосмия, голубика и др.

На участках с большими скоплениями снега, исчезающего только к середине лета, в долинах ручьев встречаются разнотравные лужайки. В красочном травостое этих лужаек преобладают такие виды, как *Dryas octopetala* L., *Trollius asiaticus* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Ptarmica vulgaris* DC., *Delphinium elatum* L., *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch. и др.

По долинам ручьев на III надпойменной террасе и на плато развиты мохово-пушицево-осоковые, мохово-осоково-разнотравно-пушицевые и мохово-разнотравно-осоковые сообщества. В этих сообществах пышно развит травяной покров из пушицы узколистной и влагалищной, осоки прямостоячей *Carex stans* Drej. и осоки гиперборейской, ясколки енисейской *Cerastium jenisejense* Hult., горца живородящего, хвоща лугового, василистника альпийского и др., а в хорошо выраженном напочвенном покрове преобладают зеленые мхи *Aulacomnium palustre* Scwaegr., *Dicranum* sp.

По долинам ручьев на плато, кроме мохово-разнотравно-осоковых и мохово-пушицево-осоковых сообществ, встречаются участки разнотравно-осоковых и разнотравно-кустарничково-осоковых тундр. Кустарничково-травяной покров этих тундр составляют такие виды, как *Carex hyperborea* Drej. s. l., *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Dryas octopetala* L., *Saxifraga punctata* L., *Polygonum viviparum* L., напочвенный покров из мхов и лишайников (*Alectoria ochroleuca* Ach., *Cetraria cucullata* Ach.) развит слабо.

Для склонов плато, где распространены делювиальные суглинки со щебнем, весьма характерны мохово-ивово-осоковые и мохово-ивово-пушицевые тундры, приуроченные к полосам стока. В этих сообществах кустарничково-травяной ярус слагают осока прямостоячая и пушица узколистная, имеющие высоту 40—50 см, и ивы *Salix pulchra* Cham., *S. glauca* L., *S. lanata* L., высота которых колеблется в пределах от 20 до 60 см. Хорошо развитый напочвенный покров образован зелеными мхами *Aulacomnium palustre*, *Dicranum* sp. с примесью сфагнума.

По склонам плато в местах с мощным снежным покровом распространены мохово-травяно-кустарниковые тундры, приуроченные к полосам стока. Кустарниковый ярус здесь образован ольхой кустарной и ивами мохнатой и сизой, имеющими высоту 1—2 м. Хорошо развит кустарничково-травяной покров, в котором преобладают осока гиперборейская, хвощ луговой, горец живородящий, арктическая полевица широкочистная. Пышно развитый моховой покров состоит из зеленых мхов *Pleurozium schreberi* и *Dicranum* sp.

Для верхних частей склонов плато (400—500 м над ур. м.), покрытых маломощными делювиальными суглинками, характерны щебнистые разнотравно-кустарничковые тундры. В верхних частях склонов плато участки сомкнутого растительного покрова прерываются незаросшими осыпями и отдельными крупными обломками коренных пород, покрытыми только накипными лишайниками. В травяно-кустарничковом ярусе, средняя высота которого составляет всего 10—15 см, доминируют дриада восьмилепестная, кассиопея четырехгранная, зубровка *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult., голубика, обильны также кляйтония арктическая, *Novosieversia glacialis* (Adams) Bolle, *Saussurea tilesii* Ledeb., осока гиперборейская, горец живородящий, пусторебрышник *Pachypleurum alpinum* Ledeb., ива *Salix polaris* Wahlb., остролодочник *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. и др. Напочвенный покров отличается мозаичностью — на положительных элементах рельефа в напочвенном покрове преобладают лишайники *Alectoria ochroleuca* Mass., *A. nigricans* Nyl., *Stereocaulon paschale* Fr., *Cetraria nivalis* Ach., а в отрицательных элементах — мхи *Rhacomitrium* sp. и др.

Плато занято каменной пустыней. Растительностью здесь покрыта лишь незначительная часть поверхности. Растения приурочены к понижениям рельефа, где скапливаются снег и мелкозем. На плато встречаются только немногие виды цветковых растений — новосиверсия, мытник мохнатый *Pedicularis dasyantha* Adams, дриада восьмилепестная, тимьян *Thymus reverdattoanus* Serg., лапчатка *Potentilla uniflora* Ledeb. и др. — и некоторые лишайники — *Alectoria ochroleuca* Mass., *A. nigricans* Nyl., *Cetraria cucullata* Ach. и др.

Таким образом, в растительном покрове изученного района можно отметить следующие особенности: 1) по долине р. Норильской распространены березово-лиственничные, лиственнично-березовые и лиственничные редкостойные леса, типичные для северотаежной подзоны; 2) зональные фитоценозы представлены кустарничковыми лиственничными редколесьями и рединами, багульниково-ерниковыми, кустарничковоольховыми и кочкарными мохово-осоково-пушицевыми тундрами; 3) интразональная растительность представлена мохово-кустарничковыми полигональными и плоскобугристыми торфяниками и гипново-пушицево-осоковыми болотами; 4) в предгорной и горной частях района намечаются три вертикальных пояса растительности: пояс лиственничных редколесий и редин, горнотундровый пояс и пояс разреженной растительности плато. Для горнотундрового пояса характерно развитие травяно-кустарничковых сообществ; кустарниковые тундры распространены мало и сплошной полосы обычно не образуют.

Литература

Виноградова А. Н. (1937). Геоботанический очерк оленьих пастбищ района р. Пясины. Тр. Арктич. инст., 63. — Кузнецов Н. И. (1910). Растительность Енисейской лесотундры. Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и в Туркестане в 1914 г. — Пьявченко Н. И. (1957). Условия произрастания древесной растительности на ее северном пределе. Тр. Инст. леса, XXXVI. — Пьявченко Н. И. (1963). К изучению болот Красноярского края. В кн.: Заболоченные леса и болота Сибири. — Самбук Ф. В. (1937). Краткий очерк растительности Таймыра. Проблемы Арктики, 1. — Сочава В. Б. и Б. Н. Городков. (1956). Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР. — Шумилова Л. В. (1933). Материалы по изучению оленьих пастбищ в районе оз. Пясино и Норильских гор в Туруханском крае. Матер. по изуч. Сибири, 4.

Лаборатория индикационной геоботаники
Всесоюзного научно-исследовательского
института гидрогеологии
и инженерной геологии,
Москва.

(Получено 1 VI 1964).

УДК 581.526.53 (471.327)

Л. М. Носова

СОХРАНИВШИЕСЯ УЧАСТКИ СТЕПЕЙ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 4 рисунками

В лесостепной части правобережья Волги сохранились нераспаханными два небольших степных массива: Попереченская степь площадью 219 га и Кунчеровская приблизительно той же площади. Попереченская степь находится в Каменском районе Пензенской области, в 4 км к юго-западу от с. Поперечное и в 7 км северо-восточнее с. Пустынь. В Кузнецком районе той же области располагается Кунчеровская степь. Ближайшими к этому степному участку населенными пунктами являются расположенное в 4 км к югу с. Старый Чирчим и находящееся на том же расстоянии к северо-западу с. Красное Поле.

Попереченская степь является одним из заповедников, которые были организованы в первые же годы существования Советского государства. Этот степной участок впервые был обнаружен И. И. Спрыгиным. В 1919 г. благодаря усилиям Природоохранительной комиссии Пензенского краеведческого общества здесь был организован заповедник. В 1924 г. возникло Управление пензенских государственных заповедников, которое уже объединяло шесть заповедных участков. В 1929 г. благодаря настойчивым стараниям И. И. Спрыгина в состав заповедных участков вошла и Кунчеровская степь.[1] Все они в 1935 г. были включены в состав Куйбышевского государственного заповедника.

За годы заповедности степной участок дер. Поперечной изучался в геоботаническом, флористическом и почвенном отношениях (И. И. Спрыгин, А. А. Уранов, Б. П. Сауердотов, А. И. Дорогов, Е. А. Афанасьева, Е. М. Лавренко). Однако, кроме самого общего описания этой степи, опубликованного в 1923 г. Спрыгиным, никаких других, более детальных работ до настоящего времени в литературе не существует.[2] Кунчеровская степь впервые была осмотрена в 1894 г. Спрыгиным, но никаких литературных сведений он не представил. В 1925 г. Кунчеровскую степь посетил Б. А. Келлер. Чтобы обратить внимание последующих исследователей на «этот поразительно интересный степной участок», в 1926 г. Келлер опубликовал краткую заметку, в которой привел список растений с указанием их обилия. К сожалению, в годы заповедности на Кунчеровской степи никаких научных исследований не проводилось, и потому до настоящего времени она оставалась неизвестной. Заповедный режим на Попереченской и Кунчеровской степях просуществовал до 1952 г. и был прерван в связи с ликвидацией Куйбышевского заповедника. Попереченская степь была отдана в ведение совхоза «Пролетарий» под пастбище.

В последние годы на этой степи выпасаются стада всех находящихся поблизости селений. Кунчеровская степь, числящаяся в фонде государственных земель, также служит местом для выпаса многочисленных стад коров и овец.

В настоящее время эти чрезвычайно интересные степные участки, как показал их осмотр, проведенный нами в июне 1964 г., находятся в весьма плачевном состоянии. Интенсивное использование их как пастбищных угодий с очень большой сезонной нагрузкой оказывает крайне отрицательное воздействие на растительный покров. Столь же значительное нарушение вносят многочисленные грунтовые дороги, которые пролегли через степи. Поэтому последние в результате указанных нарушений пострадали в очень сильной степени: растительность на значительной площади оказалась сильно разреженной, иногда полностью вытоптанной; из-за постоянного скусывания скотом многие растения приобрели карликовый размер, другие полностью выпали из травостоя. Однако, как показали наши наблюдения, еще имеются возможности для восстановления прежнего растительного покрова.

Отметим также, что имеются неопубликованные рукописные материалы В. Н. Бердникова и А. А. Солянова, озаглавленные «Попереченская и Кунчеровская степи».

П о п е р е ч е н с к а я с т е п ь. Попереченская степь расположена на узком водораздельном плато между верховьями р. Хопра и его правого притока р. Арчеды. Территория Попереченской степи лежит в пределах области распространения отложений песчаной фации сенона. Эти коренные породы прикрыты на водоразделах послетретичными образованиями — желтовато-бурыми и бурыми суглинками, которые и являются почвообразующими породами. Преобладающий тип почвы — мелкопесчаный глинистый чернозем.

Растительный покров плато и пологих склонов Попереченской степи представляет образец характерной степи северного типа.[3] Непрекращающаяся пастьба скота оказала сугубо отрицательное воздействие на весь ход закономерного развития растительных

[1] До периода заповедности Попереченская и Кунчеровская степи использовались как сенокосные угодья.

[2] Имеется специальная работа А. А. Уранова (1925), в которой выявлена специфика закона константности в пределах северных степей на примере Попереченской степи.

[3] Попереченская степь на большей части территории представляет собою целинную степь. На значительной площади встречаются и старозалежные земли.

Рис. 1. Попереченская степь в период заповедности. Фот. В. Фокина.

Рис. 2. Попереченская степь в настоящее время. (21 июня 1964 г.).

сообществ. От некогда цветущей и красочной степи (рис. 1), отчетливо представляющей (благодаря различным условиям местообитания на водоразделе и на склонах различных экспозиций) всю гамму травянистых и кустарниковых ассоциаций, характерных для данного района, сохранились скудные остатки. Особенно сильно пострадала луговая растительность в понижениях на водоразделе, на северных склонах и днищах оврагов, здесь она полностью вытравлена. Большое влияние нерациональная деятельность человека оказала и на равнинную степь; часто только после очень внимательного осмотра можно различить отдельные ее варианты (рис. 2). Даже дерезняки не избежали губительного влияния чрезмерного выпаса скота. Поэтому лишь по отдельным более или менее сохранившимся степным участкам можно судить об особенностях растительного покрова Попереченской степи (см. таблицу, в которой даны описания четырнадцати стометровых пробных площадей, заложенных нами на сохранившихся участках Попереченской и Кунчеровской степей; зарегистрировано 109 видов высших растений).

Наиболее обычными растениями являются *Festuca sulcata*, *Poa angustifolia* и *Bromus riparius*. Однако такого массового произрастания типчака, как ранее отмечал Спрыгин, в 1964 г. не наблюдалось, обычно типчак встречается довольно рассеянно по степи. Лишь в северной части нами была отмечена ассоциация типчака *Festuca sulcata*, произрастающего совместно со *Stipa pennata*, *Phleum phleoides* и *Fragaria viridis*. Большое распространение на степи имеет мятлик *Poa angustifolia*, входящий в состав ценозов с оценками обилия $cop._1$ и sp. Обычным растением является и *Bromus riparius*, который отмечался во всех исследованных нами ассоциациях в довольно значительном количестве. Несмотря на сильный скотобой, большáя роль в сообществах Попереченской степи принадлежит ковылям. *Stipa pennata* довольно равномерно распределен по площади как в равнинных условиях, так и на склонах северной и южной экспозиций. В несколько более пониженной южной части степи, на склонах северной экспозиции, а также на пологом южном склоне (в неглубоком понижении) выделяются места с мощно развитым ковыльным дерном *Stipa stenophylla*, где этот ковыль, равно как *Poa angustifolia*, *Fragaria viridis* или *Cerasus fruticosa*, является доминирующим растением. Изредка встречается и *Stipa dasyphylla*. По сухим склонам, согласно наблюдениям А. А. Солянова и В. Н. Бердникова, встречается *Stipa capillata*. Между тем Спрыгин писал о ковылях *Stipa pennata* и *S. stenophylla* как о растениях, которые встречаются на равнинной степи одиночными экземплярами и лишь в отдельных местах попадаются более обильно. По-видимому, бережное отношение к степи в течение трех десятилетий способствовало усилению ковылей, и они стали преобладать над типчаком. Начавшийся затем выпас скота в первую очередь сказался на разнотравье. Многие сочные растения оказались съеденными почти под корень. Их конкурентная мощь была ослаблена, что в свою очередь способствовало усилению ковылей. В настоящее время начавшееся угнетение ковылей сказывается на цветении (очень редко нам приходилось наблюдать цветущие экземпляры).

Характерной особенностью Попереченской степи является массовое развитие некоторых видов разнотравья, особенно *Fragaria viridis* и *Filipendula hexapetala*, которые очень обильно представлены как на водоразделе, так и на склонах различной экспозиции.

В южной части Попереченской степи значительную площадь занимают заросли степных кустарников, особенно *Cerasus fruticosa*, встречаются иногда *Amygdalus nana*, *Prunus spinosa*, *Spiraea crenata*, обилен *Cytisus ruthenicus*. В описанных нами кустарниковых ценозах на склоне юго-западной экспозиции совместно с *Cytisus ruthenicus* и *Cerasus fruticosa* обильно произрастали *Poa angustifolia* и *Fragaria viridis*, на склоне, экспонированном на север, к *Cerasus fruticosa* в массовом количестве присоединялись *Stipa stenophylla*, *Poa angustifolia*, *Salvia pratensis*.

Кунчеровская степь. Кунчеровская степь находится на высоком водоразделе, носящем название «Песчаная гора», откуда берут начало две небольшие речки бассейна р. Кадады (левого притока р. Суры) — Верхозимка и Ериклей. Кунчеровская степь расположена в области распространения среднемощных выщелоченных черноземов, развитых на элювиально-делювиальных покровных небольшой мощности суглинках, подстилаемых песчаными и щебнисто-песчаными переслоенными суглинками отложениями. На окраинах степного участка и по склонам балок опесчаненность почво-грунтов возрастает или же опесчаненные суглинистые черноземы сменяются коренными третичными песками.

С севера и северо-востока Кунчеровскую степь окружает дубовый лес. В восточной части имеется понижение, где растет порослевый дуб, переходящий со склонов на прилегающее плато. С запада к степи примыкают сосновые посадки. Таким образом, степь с нескольких сторон окружена лесом, причем дубы в лесу довольно низкой продуктивности, корявы и суховершинны, отдельные же деревья встречаются и на самой степи в небольшой лощине, располагающейся в центральной части участка. Степь во время нашего посещения (середина июня) представляла удивительную картину: повсюду белое море цветущего ковыля (рис. 3), местами между «перьев» ковыля золотом на солнце отливали метелки пустынного овсеца, довольно часто попадались сплошь золотистые овсецовые островки. Кое-где видны были цветущие двудольные: *Salvia stepposa*, *Polygala comosa*, *Scorzonera purpurea*, *Thymus marschallianus*. Несмотря на пастьбу скота, крупнодерновинные злаки — ковыли и пустынный овсец — совсем почти не пострадали.

Наиболее важная роль в травяном покрове степи принадлежит *Stipa stenophylla*, *S. dasyphylla*, *S. pennata* и *Helictotrichon desertorum*. *Stipa dasyphylla* и *Helictotrichon*

Рис. 3. Кунчеровская степь. (26 июня 1964 г.).

Рис. 4. Кунчеровская степь. *Stipa dasyphylla* и *Helictotrichon desertorum*. (26 июня 1964 г.).

Сводная таблица описаний пробных 100 м² площадей (№№ 35—48) на Попереченской и Кунчеровской степях

Видовой состав	Попереченская степь						
	Stipa pennata+ Phleum phleoides—Festuca sulcata—Fragaria viridis	Adonis vernalis+ Bromus riparius—Fragaria viridis + Trifolium repens	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia + Bromus inermis	Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cytisus ruthenicus—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis
	сев. часть степи, у кургана	сев.-вост. часть	южн. часть	южн. часть	юго-зап. часть		юго-вост. часть
	водораздел — слабый наклон к сев.			пологий южный склон	склон ю.-з. экспозиции		сев. склон
					верхн. часть	средн. часть	
	38	39	41	37	36	35	40
Agropyrum intermedium (Host) P. B.	sol.	—	—	—	—	sol.	sol.[1]
A. repens (L.) P. B.	—	—	sol.	—	—	—	—
Agrostis syreistschikovii Smirn.	sol.—sp.	—	—	—	—	—	—
Bromus inermis Leyss.	sol.		sp.—cop.$_1$	—	—	sp.	sol.
B. riparius Rehm.	sol.	sp.—cop.$_1$	sol.	sol.	sp.	sp.	sol.
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	—	—	—	—	sol.—sp.	—	—
Festuca sulcata L.	sp.—cop.$_1$	sp.	sol.—sp.	sol.	sol.	sp.	sol.—sp.
Helictotrichon desertorum (Less.) Pilger	—	—	—	—	—	—	—
H. pubescens (Huds.) Pilger	—	sol.	—	sol.	—	sol.	—
H. schellianum (Hack.) Kitagawa	—	—	sol.	sol.	—	—	—
Koeleria gracilis Pers.	—	sol.	sol.	—	—	—	sol.
Phleum phleoides (L.) Sm.	sp.—cop.$_1$	—	sol.	sol.	sol.	—	sol.
Poa angustifolia L.	sol.	sp.	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	cop.$_{1-2}$	cop.$_1$	sp.—cop.$_1$
P. pratensis L.	—	—	—	—	sp.	—	—
Stipa dasyphylla Czern.	—	—	sol.	—	—	—	—
S. pennata L.	sp.—cop.$_1$	sol.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.	sol.—sp.
S. stenophylla Czern.	—	—	sol.	cop.$_{1-2}$	sol.—sp.	sol.	sp.—cop.$_1$
Carex humilis Leyss.	—	—	—	—	—	—	—
C. praecox Schreb.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
Astragalus danicus Retz.	sol.	sol.	sol.	—	—	—	—
Cytisus ruthenicus Fisch.	—	—	sol.	sol.	cop.$_1$	sol.	sol.
Genista tinctoria L.	—	—	—	—	—	—	—

[1] Продолжение граф вправо (для Кунчеровской степи, описания 42, 48, 46, 43, 44, 45 и 47) на страницах 847—851.

Продолжение

Видовой состав	Попереченская степь						
	Stipa pennata + Phleum phleoides—Festuca sulcata—Fragaria viridis	Adonis vernalis+ Bromus riparius—Fragaria viridis + Trifolium repens	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia + Bromus inermis	Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cytisus ruthenicus—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis
	сев. часть степи, у кургана	сев.-вост. часть	южн. часть	южн. часть	юго-зап. часть		юго-вост. часть
	водораздел — слабый наклон к сев.			пологий южный склон	склон ю.-з. экспозиции		сев. склон
					верхн. часть	средн. часть	
	38	39	41	37	36	35	40
Lathyrus pannonicus (Kramer) Garcke	—	—	sol.	—	sol.	sol.	sol.—sp.
L. pisiformis L.	—	—	—	—	—	sol.	sol.
Medicago falcata L.	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Oxytropis pilosa DC.	—	—	sol.	—	—	—	—
Trifolium alpestre L.	sol.	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—
T. montanum L.	sol.	—	sol.	sol.—sp.	sol.	—	sol.
T. pratense L.	sp.	sol.	sol.	sp.	sol.	sol.	sol.
T. repens L.	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	sol.	sol.	sol.	—	—
Vicia tenuifolia Roth	sol.	—	—	sol.	—	sp.	—
Achillea nobilis L.	—	—	—	—	—	—	—
A. setacea Waldst. et Kit.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.—sp.	—	sol.—sp.	—
Achyrophorus maculatus (L.) Scop.	—	—	sol.	sol.	—	—	—
Adonis vernalis L.	—	sp.—cop.$_1$	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Ajuga genevensis L.	sol.	—	sol.	—	sol.	sol.	sol.
Androsace septentrionalis L.	sol.	sol.	sol.	—	—	—	—
Anemone silvestris L.	—	—	sol.	—	—	—	—
Arenaria micradenia Smirn.	sol.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Artemisia austriaca L.	—	—	—	—	—	—	—
Asparagus officinalis L.	—	—	sol.	—	—	—	—
Asperula cynanchica L.	—	—	—	—	—	—	—
A. tinctoria L.	—	—	sol.	—	sol.	—	—
Aster amellus L.	—	—	—	—	—	—	

Продолжение

Видовой состав	Попереченская степь						
	Stipa pennata + Phleum phleoides—Festuca sulcata—Fragaria viridis	Adonis vernalis + Bromus riparius—Fragaria viridis + Trifolium repens	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia + Bromus inermis	Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cytisus ruthenicus—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis
	сев. часть степи, у кургана	сев.-вост. часть	южн. часть	южн. часть	юго-зап. часть		юго-вост. часть
	водораздел — слабый наклон к сев.			пологий южный склон	склон ю.-з. экспозиции		сев. склон
					верхн. часть	средн. часть	
	38	39	41	37	36	35	40
Campanula sibirica L.	sol.	—	sol.	—	—	—	—
C. wolgensis P. Smirn.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Centaurea marschalliana Spr.	—	—	—	—	—	—	—
C. scabiosa L.	—	—	—	—	sol.	sol.	—
Cerasus fruticosa (Pall.) G. Wor.	—	—	$cop._2$	—	—	$sp.—cop._1$	$cop._{2-3}$
Dracocephalum ruyschiana L.	—	—	—	—	—	—	—
Euphorbia semivillosa Prokh.	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Echium rubrum Jacq.	—	—	—	sol.	—	—	sol.
Falcaria vulgaris Bernh.	—	—	—	—	—	sol.	sol.
Filipendula hexapetala Gilib.	—	sol.	$sp.—cop._1$	sp.	sp.	sol.—sp.	sp.
Fragaria viridis Duch.	$cop._{2-3}$	$cop._2$	$sp.—cop._1$	$cop._1$	$cop._{1-2}$	$cop._{1-2}$	$cop._1$
Galium boreale L.	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
G. verum L.	sol.—sp.	sol.	—	sol.	—	sp.	sol.
Geranium sanguineum L.	—	—	—	—	sol.	—	sol.
Helichrysum arenarium DC.	—	—	—	—	—	—	—
Hieracium cymosum L.	sol.	—	—	—	sol.	—	sol.
H. pilosella L.	—	—	—	sol.	—	—	—
Inula hirta L.	—	sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.—sp.
Iris aphylla L.	—	—	sol.	—	sol.	—	sol.
Jurinea arachnoidea Bge.	—	—	—	—	—	—	—
Knautia arvensis (L.) Coult.	—	—	sol.	sol.	—	—	sol.
Lavatera thuringiaca L.	—	—	sol.	—	—	—	—

Продолжение

Видовой состав	Попереченская степь						
	Stipa pennata + Phleum phleoides—Festuca sulcata—Fragaria viridis	Adonis vernalis + Bromus riparius—Fragaria viridis + Trifolium repens	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia + Bromus inermis	Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cytisus ruthenicus—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Stipa stenophylla—Poa angustifolia—Fragaria viridis
	сев. часть степи, у кургана	сев.-вост. часть	южн. часть	южн. часть	юго-зап. часть		юго-вост. часть
	водораздел — слабый наклон к сев.			пологий южный склон	склон ю.-з. экспозиции		сев. склон
					верхн. часть	средн. часть	
	38	39	41	37	36	35	40
Leucanthemum vulgare Lam.	sol.	sol.	—	sol.	sol.	—	—
Libanotis intermedia Rupr.	sol.	sol.	—	sol.	—	sol.	—
Myosotis suaveolens W. et K.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—
Nepeta pannonica L.	—	—	sol.	—	—	—	sol.
Pedicularis kaufmanii Pinzg.	—	—	sol.	—	—	—	—
Phlomis tuberosa L.	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.—sp.	sol.
Pimpinella saxifraga L.	—	—	—	—	—	—	—
Plantago media L.	sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.
P. stepposa Kupr.	—	—	—	—	—	sol.	sol.
Polygala comosa Schkuhr.	sol.—sp.	sol.	sol.—sp.	sol.—sp.	sol.	—	—
Polygonum bistorta L.	—	—	—	—	sol.	—	—
Potentilla alba L.	—	—	—	sol.	sol.	—	—
P. argentea L.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	sol.
P. heptaphylla L.	—	sol.	sol.	sol.	—	—	—
Pulmonaria angustifolia L.	—	—	sol.	—	sol.	sol.	—
Pulsatilla patens (L.) Mill.	—	—	—	—	sol.	—	—
Ranunculus polyanthemus L.	sol.	sol.	sol.	sol.—sp.	sol.	sol.	—
Rosa cinnamomea L.	—	—	—	sol.	—	—	—
Rubus saxatilis L.	—	—	—	sol.	sol.	sol.	—
Rumex acetosella L.	sol.	sol.	—	—	sol.	—	—
Salvia pratensis L.	—	—	sol.	—	sol.	sol.	$sp.—cop._1$
S. stepposa Schost.	—	sol.	—	sol.	—	—	—

Продолжение

Видовой состав	Попереченская степь						
	Stipa pennata + Phleum phleoides—Festuca sulcata — Fragaria viridis	Adonis vernalis + Bromus riparius—Fragaria viridis + Trifolium repens	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia + Bromus inermis	Stipa stenophylla—Poa angustifolia — Fragaria viridis	Cytisus ruthenicus—Poa angustifolia — Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Poa angustifolia—Fragaria viridis	Cerasus fruticosa—Stipa stenophylla—Poa angustifolia — Fragaria viridis
	сев. часть степи, у кургана	сев.-вост. часть	южн. часть	южн. часть	юго-зап. часть		юго-вост. часть
	водораздел — слабый наклон к сев.			пологий южный склон	склон ю.-з. экспозиции		сев. склон
					верхн. часть	средн. часть	
	38	39	41	37	36	35	40
Sanguisorba officinalis L.	—	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—
Scorzonera purpurea L.	sol.	sol.	—	sol.	—	—	—
Scutellaria supina L.	—	—	—	—	—	sol.	—
Sedum acre L.	—	—	—	—	—	—	—
Seseli annuum L.	—	—	sp.—cop.$_1$	sol.	—	sol.	—
Stellaria graminea L.	—	—	sol.	sol.	sol.	—	—
Taraxacum officinale Wigg.	sol.	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—
Thalictrum minus L.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	sol.
Thymus marschallianus Wild.	sol.—sp.	sol.	—	sol.	—	sol.	—
Tragopogon orientale L.	sol.	sol.	—	sol.	—	sol.	—
Trinia multicaulis (Poir.) Schischk.	—	—	sol.	—	—	—	—
Valeriana rossica P. Smirn.	—	—	—	—	sol.	—	sol.
Verbascum phoeniceum L.	—	—	—	—	—	—	—
Veronica austriaca L.	sol.	—	—	sol.	—	—	sol.
V. chamaedrys L.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—
V. prostrata L.	—	—	—	—	sol.	sol.	—
V. spicata L.	—	—	—	—	—	—	sol.
Viola canina L.	—	—	—	—	sol.	—	—
V. hirta L.	—	—	sol.	sol.	sol.	sol.	—
Viscaria viscosa Bernh.	sol.	—	sol.	—	sol.	—	—
Thuidium abietinum (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb.	sp.	sp.—cop.$_1$	sp.	cop.$_1$	sp.	sp.	sp.—cop.$_1$

Продолжение

Видовой состав	Кунчеровская степь						
	Stipa dasyphylla + Helictotrichon desertorum	Stipa pennata + Helictotrichon desertorum—Filipendula hexapetala	Helictotrichon desertorum	Helictotrichon desertorum + Stipa pennata + Stipa dasyphylla—Bromus riparius	Stipa stenophylla—Festuca sulcata — Fragaria viridis	Stipa stenophylla—Bromus riparius + Pulsatilla patens	Stipa stenophylla
	центр. часть		сев. часть	центр. часть	южн. часть	юго-зап. часть	сев. часть
	водораздел			небольшие понижения на водоразделе			
	42	48	46	43	44	45	47
Agropyrum intermedium (Host) P. B.	—	—	—	—	—	—	—
A. repens (L.) P. B.	—	—	—	—	—	—	—
Agrostis syreistschikovii Smirn.	—	—	—	—	—	—	—
Bromus inermis Leyss.	—	—	sol.	—	—	sol.	—
B. riparius Rehm.	sp.	sol.	—	cop.$_1$	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	sp.
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	—	sol.	—	—	—	—	sp.—cop.$_1$
Festuca sulcata L.	sol.—sp.	sp.	sol.	sp.	cop.$_1$	sol.—sp.	sol.
Helictotrichon desertorum (Less.) Pilger	cop.$_2$	cop.$_{1-2}$	cop.$_2$	cop.$_1$	—	sol.—sp.	sp.
H. pubescens (Hubs.) Pilger	—	—	—	—	—	—	—
H. schellianum (Hack.) Kitagava	sol.	sol.	—	sol.	sol.	sol.	sol.
Koeleria gracilis Pers.	sp.	sp.	—	sol.—sp.	sp.	sol.	sp.
Phleum phleoides (L.) Sm.	sp.	sol.	sp.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.
Poa angustifolia L.	sol.	—	—	sol.	sol.	sol.	—
P. pratensis L.	—	—	—	—	—	—	—
Stipa dasyphylla Czern.	cop.$_1$	sol.	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	sp.	sp.—cop.$_1$	—
S. pennata L.	sol.—sp.	cop.$_1$	—	cop.$_1$	sp.—cop.$_1$	sol.—sp.	sp.—cop.$_1$
S. stenophylla Czern.	sol.	—	—	sol.	cop.$_1$	cop.$_{2-3}$	cop.$_1$
Carex humilis Leyss.	—	sol.	—	—	—	—	—
C. praecox Schreb.	—	—	sol.	—	—	sol.	—
Astragalus danicus Retz.	—	—	—	—	—	—	—
Cytisus ruthenicus Fisch.	sol.	sol.	sol.	sol.	sp.	sol.	sol.
Genista tinctoria L.	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	—

Продолжение

Видовой состав	Кунчеровская степь						
	Stipa dasyphylla + Helictotrichon desertorum	Stipa pennata + Helictotrichon desertorum—Filipendula hexapetala	Helictotrichon desertorum	Helictotrichon desertorum + Stipa pennata + Stipa dasyphylla—Bromus riparius	Stipa stenophylla—Festuca sulcata — Fragaria viridis	Stipa stenophylla—Bromus riparius + Pulsatilla patens	Stipa stenophylla
	центр. часть		сев. часть	центр. часть	южн. часть	юго-зап. часть	сев. часть
	водораздел			небольшие понижения на водоразделе			
	42	48	46	43	44	45	47
Lathyrus pannonicus (Kramer) Garcke	—	—	—	—	—	—	—
L. pisiformis L.	—	—	—	—	—	—	—
Medicago falcata L.	—	—	—	—	—	—	—
Oxytropis pilosa DC.	—	—	—	—	—	—	—
Trifolium alpestre L.	sol.	—	sp.	sol.	sol.	sol.	sol.
T. montanum L.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.—sp.	sol.
T. pratense L.	—	—	—	—	sol.	—	—
T. repens L.	—	—	—	—	—	—	—
Vicia tenuifolia Roth	—	—	—	—	—	—	—
Achillea nobilis L.	—	sol.	—	—	—	sol.	—
A. setacea Waldst. et Kit.	sol.	—	sol.	sol.	sol.	sol.	sol.
Achyrophorus maculatus (L.) Scop.	sol.	—	sol.	—	sol.	sol.	—
Adonis vernalis L.	sol.	—	—	—	—	—	—
Ajuga genevensis L.	sol.	—	sol.	sol.	sol.	—	—
Androsace septentrionalis L.	—	—	—	—	—	—	—
Anemone silvestris L.	—	—	—	—	—	—	—
Arenaria micradenia Smirn.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.	sol.	sp.—cop.$_1$	sol.
Artemisia austriaca L.	sol.	—	sol.	sol.	—	—	—
Asparagus officinalis L.	—	—	—	—	—	—	—
Asperula cynanchica L.	—	—		sol.	—	sol.	sol.
A. tinctoria L.	sol.	sol.		sol.—sp.	sol.	—	sol.
Aster amellus L.	—	—	—	—	—	sol.	—

Продолжение

Видовой соства	Кунчеровская степь						
	Stipa dasyphylla + Helictotrichon desertorum	Stipa pennata + Helictotrichon desertorum—Filipendula hexapetala	Helictotrichon desertorum	Helictotrichon desertorum + Stipa pennata + Stipa dasyphylla—Bromus riparius	Stipa stenophylla—Festuca sulcata — Fragaria viridis	Stipa stenophylla—Bromus riparius + Pulsatilla patens	Stipa stenophylla
	центр. часть		сев. часть	центр. часть	южн. часть	юго-зап. часть	сев. часть
	водораздел			небольшие понижения на водоразделе			
	42	48	46	43	44	45	47
Campanula sibirica L.	sol.	sol.	—	—	sol.	sol.	—
C. wolgensis P. Smirn.	sol.	—	—	sol.	sol.	—	sol.
Centaurea marschalliana Spr.	—	—	sol.	—	—	—	—
C scabiosa L.	sol.	sol.	—	—	—	—	sol.
Cerasus fruticosa (Pall.) G. Wor.	—	—	—	—	—	—	—
Dracocephalum ruyschiana L.	sol.	sol.	—	—	—	—	sol.
Euphorbia semivillosa Prokh.	—	—	—	—	—	—	—
Echium rubrum Jacq.	—	sol.	—	—	—	—	sol.
Falcaria vulgaris Bernh.	—	—	—	—	—	—	—
Filipendula hexapetala Gilib.	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	sp.	sp.	sp.	sol.	sol.—sp.
Fragaria viridis Duch.	—	—	—	—	cop.$_1$	sol.	sol.
Galium boreale L.	—	—	—	—	—	—	—
G. verum L.	sol.	—	sol.	—	sol.	sol.	—
Geranium sanguineum L.	—	—	—	—	—	—	sol.
Helichrysum arenarium DC.	sol.	sol.	—	—	sp.	—	sol.
Hieracium cymosum L.	sol.	sol.	sol.	sol.	—	—	—
H. pilosella L.	—	—	—	—	—	—	—
Inula hirta L.	sol.—sp.	sp.—cop.$_1$	sp.	sp.—cop.$_1$	sp.	sp.—cop.$_1$	sp.
Iris aphylla L.	sol.	—	sol.	sol.	—	—	sol.
Jurinea arachnoidea Bge.	—	—	sol.	—	—	—	—
Knautia arvensis (L.) Coult.	—	—	—	—	—	—	—
Lavatera thuringiaca L.	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение

Видовой состав	Кунчеровская степь						
	Stipa dasyphylla + Helictotrichon desertorum	Stipa pennata + Helictotrichon desertorum—Filipendula hexapetala	Helictotrichon desertorum	Helictotrichon desertorum + Stipa pennata + Stipa dasyphylla—Bromus riparius	Stipa stenophylla—Festuca sulcata — Fragaria viridis	Stipa stenophylla—Bromus riparius + Pulsatilla patens	Stipa stenophylla
	центр. часть		сев. часть	центр. часть	южн. часть	юго-зап. часть	сев. часть
	водораздел			небольшие понижения на водораздеде			
	42	48	46	43	44	45	47
Leucanthemum vulgare Lam.	—	sol.	—	—	—	—	—
Libanotis intermedia Rupr.	—	—	—	—	—	sol.	—
Myosotis suaveolens W. et K.	sol.	sol.	—	sol.	—	—	sol.
Nepeta pannonica L.	—	—	—	—	—	—	—
Pedicularis kaufmanii Pinzg.	sol.	—	—	—	—	—	—
Phlomis tuberosa L.	sol.	—	—	sol.	—	—	—
Pimpinella saxifraga L.	—	sol.	—	—	sp.	—	sol.
Plantago media L.	—	—	—	—	—	—	sol.
P. stepposa Kupr.	sol.	sol.	—	sol.	—	—	—
Polygala comosa Schkuhr.	sp.	sol.	sol.	sol.—sp.	sol.	sol.	sol.
Polygonum bistorta L.	—	—	—	—	—	—	—
Potentilla alba L.	—	—	—	—	—	—	—
P. argentea L.	—	—	—	—	sol.	—	—
P. heptaphylla L.	sol.	sol.	—	—	sol.	sol.	—
Pulmonaria angustifolia L.	—	—	—	—	sol.	—	—
Pulsatilla patens (L.) Mill.	sol.—sp.	sp.—cop.$_1$	sp.	—	—	cop.$_1$	sol.
Ranunculus polyanthemus L.	—	—	—	—	—	—	—
Rosa cinnamomea L.	—	—	—	—	—	—	—
Rubus saxatilis L.	—	—	—	—	—	—	—
Rumex acetosella L.	sol.	sol.	sol.	—	—	sol.	sol.
Salvia pratensis L.	—	—	—	sol.	sol.	—	—
S. stepposa Schost.	sol.	sol.	sol.	—	—	sol.	sol.

Продолжение

Видовой состав	Кунчеровская степь						
	Stipa dasyphylla + Helictotrichon desertorum	Stipa pennata + Helictotrichon desertorum—Filipendula hexapetala	Helictotrichon desertorum	Helictotrichon desertorum + Stipa pennata + Stipa dasyphylla—Bromus riparius	Stipa stenophylla—Festuca sulcata — Fragaria viridis	Stipa stenophylla—Bromus riparius + Pulsatilla patens	Stipa stenophylla
	центр. часть		сев. часть	центр. часть	южн. часть	юго-зап. часть	сев. часть
	водораздел			небольшие понижения на водораздеде			
	42	48	46	43	44	45	47
Sanguisorba officinalis L.	—	—	—	—	—	—	—
Scorzonera purpurea L.	sol.	sol.	sol.	—	sol.	sol.—sp.	sol.
Scutellaria supina L.	—	—	—	—	—	—	—
Sedum acre L.	—	—	—	—	—	sol.	—
Seseli annuum L.	—	—	—	—	—	—	—
Stellaria graminea L.	—	—	—	—	—	sol.	sol.
Taraxacum officinale Wigg.	sol.	—	—	sol.	—	sol.	—
Thalictrum minus L.	sol.	—	—	sol.	—	—	—
Thymus marschallianus Willd.	sp.—cop.$_1$	sol.	sp.	sp.—cop.$_1$	sol.—sp.	sp.	sp.
Tragopogon orientale L.	sol.	—	—	—	—	—	—
Trinia multicaulis (Poir.) Schischk.	sol.	—	sol.	—	—	sol.	—
Valeriana rossica P. Smirn.	—	—	—	—	—	—	—
Verbascum phoeniceum L.	sol.	—	sol.	sol.	—	—	
Veronica austriaca L.	—	—	—	—	—	—	—
V. chamaedrys L.	—	—	—	—	—	—	—
V. prostrata L.	—	—	—	—	—	—	—
V. spicata L.	sol.	sol.	—	—	sol.	—	—
Viola canina L.	—	—	—	—	—	—	—
V. hirta L.	sol.	sol.	—	—	—	—	—
Viscaria viscosa Bernh.	—	—	—	—	—	sol.	
Thuidium abietinum (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb.	sp.—cop.$_1$	sp.—cop.$_1$	cop.$_1$	sp.	—	sol.	sp.

часто образуют самостоятельные ассоциации (рис. 4). Б. А. Келлер во время своего посещения Кунчеровской степи отмечал очень большое обилие *Helictotrichon desertorum*, о ковылях же он писал, что они преобладающего значения не имеют, дерновины их большей частью мелкие.[1] Тем более любопытно нам было проследить массовое распространение ковылей, имеющих мощно развитые дерновины. Интересно распределение главных ценозообразователей степи. Наибольшее обилие *Helictotrichon desertorum*, *Stipa dasyphylla* и *S. pennata* имеют на более повышенных участках. Здесь в значительном количестве к ним иногда присоединяется *Bromus riparius*, а из разнотравья обычны *Filipendula hexapetala*, *Inula hirta*, *Pulsatilla patens*. По окраинам степи в едва пониженных участках господствует *Stipa stenophylla*. В совокупности с узколистным ковылем развивается *Bromus riparius* с обилием сор.$_1$, sp., sp.—сор.$_1$, также обильны *Stipa pennata* и *S. dasyphylla*, иногда *Festuca sulcata*, местами значительно включение разнотравья: *Pulsatilla patens*, *Inula hirta*, *Fragaria viridis* (см. таблицу).

Даже краткий обзор растительного покрова Кунчеровской степи показывает, что она представляет собою ценный объект изучения. Присутствие в большом количестве главных эдификаторов, типичных для северной степи, — *Stipa pennata*, *S. stenophylla*, *Festuca sulcata* и *Bromus riparius*, — сближает Кунчеровскую степь с Попереченской и заповедными Центрально-Черноземными степями (Стрелецкой, Казацкой, Ямской). Однако большое обилие *Helictotrichon desertorum* и *Stipa dasyphylla* является особенностью, отличающей Кунчеровскую степь от перечисленных выше северостепных участков. *Helictotrichon desertorum* был встречен И. И. Спрыгиным и на Попереченской степи, но в очень небольшом количестве, и лишь на крутом юго-юго-западном склоне он был более обилен. На степных же участках — Стрелецком, Казацком (Курская область) и Михайловской целине (Сумская область) — *Helictotrichon desertorum* совершенно отсутствует, а на Ямской степи отмечен лишь на склонах с близким залеганием мела. *Stipa dasyphylla* распространен от западных границ степной области до Алтая, однако этот вид ковыля, как известно, вообще весьма редко формирует ассоциации. В очень небольшом количестве *S. dasyphylla* встречается на заповедных степных участках лесостепи.

Весьма возможно, что особенности растительного покрова Кунчеровской степи обусловлены историческими причинами. По свидетельству Спрыгина (1926), территория к западу от р. Суры, в пределах которой находится Попереченская степь, испытала непосредственное влияние ледника. Кунчеровская степь, как это можно судить по имеющимся картам распространения ледника в плейстоцене, находилась в эрратической области, и, возможно, потому здесь могли сохраниться ценозы более древних эпох. Так, *Helictotrichon desertorum* и *Carex humilis*, согласно исследованиям В. Гаевского (1934 г.) и Ю. Д. Клеопова (1941), являются характерными представителями перигляциальных степей.

Таким образом, даже наше довольно непродолжительное посещение Попереченской и Кунчеровской степей отчетливо свидетельствует, что эти небольшие уголки степной растительности заслуживают самого пристального внимания со стороны исследователей. Значение их тем более возрастает, что в настоящее время в пределах обширного природного района — правобережной части среднего Поволжья — совсем не сохранилось нераспаханных целинных участков. Попереченская и Кунчеровская степи безусловно должны оберегаться всеми доступными способами.

Вопрос о заповедности участка «Попереченская степь» неоднократно ставился широкой научной общественностью нашей страны и институтами Академии наук СССР. Поэтому, учитывая уникальность этих степных участков для огромного района, а также все еще сохраняющиеся потенциальные возможности восстановления их растительного покрова, большую научную и практическую ценность гибнущих целинных степей, необходимо в самое ближайшее время восстановить заповедность обоих участков с тем, чтобы создалась возможность стационарных исследований. Изучение этих редчайших объектов имеет большое значение для решения многих теоретических и народнохозяйственных вопросов.

Пользуюсь случаем выразить большую благодарность Б. П. Сацердотову и И. В. Верховскому за оказанную нам помощь при отыскании степных участков Пензенской области.

Литература

Келлер Б. А. (1926). Флористические, геоботанические и экологические заметки. Зап. Воронежск. с.-х. инст., 5. — Клеопов Ю. Д. (1941). Перигляциальные степи европейской части СССР. Тр. Инст. ботаники. Ученые записки, 22. Харьков. — Спрыгин И. И. (1923). Материалы к описанию степи около д. Поперечной Пензенского уезда и заповедного участка на ней. — Спрыгин И. И. (1926). Из области Пензенской лесостепи. Травяные степи Пензенской губернии. Отдел охраны природы главнауки НКП, 4. — Уранов А. А. (1925). Материалы к фитосоциологическому описанию заповедной степи Пензенской губернии в связи с законом константности. — Филатов М. М. (1945). География почв СССР.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова.

(Получено 16 XI 1964).

[1] Б. А. Келлер не смог познакомиться с растительностью всей степи, так как попал сюда после покоса. Он описал лишь случайно нескошенный участок степи. Но возможно, что в то время ковыли были редки и на всей степи.

УДК 581.524.44 : 551.453

С. В. Викторов

ГЕОБОТАНИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЛИНЗ ПРЕСНЫХ ВОД В ГИПСОВЫХ ПУСТЫНЯХ

Использование геоботанических признаков при поисках линз пресных вод в гипсовых пустынях представляет один из малоизученных вопросов индикационной геоботаники. Если геоботанические поисковые признаки, применяемые при гидрогеологических исследованиях в песчаных, солончаковых и глинистых пустынях (Востокова, 1952, 1959, 1961), более или менее изучены, то гипсовые пустыни в этом отношении почти не изучались.

Сведения о присутствии локальных неглубоко залегающих скоплений питьевых пресных вод в гипсовых пустынях сводятся к немногим кратким упоминаниям. Специальные исследования по этому вопросу отсутствуют, и лишь немногие исследователи бегло отмечают, что упомянутые скопления вод выявляются в ландшафте благодаря формированию определенных растительных группировок (Рябинин, 1905; Cannon, 1913; Пельт и Червинский, 1956; Robinson, 1958). Поскольку гипсовые пустыни представляют собой один из наименее обеспеченных водой типов ландшафта, то выявление этих местных скоплений пресных вод имеет значительный хозяйственный интерес, и растительные сообщества, которые могут служить индикатором при их поисках, заслуживают особого внимания.

Возможности индикации пресных линз в гипсовых пустынях были изучены нами на равнинном Мангышлаке и на Устюрте. Ландшафт гипсовой пустыни здесь развит очень типично. На значительном расстоянии однообразная, слабоволнистая равнина покрыта растительными комплексами; комплексы образованы следующими элементами: а) участки серополынной ассоциации с *Artemisia terrae alba* Krasch., приуроченные к илоским слабо выраженным блюдцевидным микрозападинам; б) группировки биюргуна *Anabasis salsa* (C. A. M.) Benth., приуроченные к ровным или едва повышенным участкам между западинами; в) участки россыпей темного известнякового щебня, густо покрытого налетом лишайников (виды *Lecanora* и *Acarospora*); г) заросли колючего вьюнка *Convolvulus fruticosus* Pall., развитые там, где на поверхность выходят плоские плиты, образующие кровлю сарматских известняков, группировка крк-бууна *Anabasis brachiata* Fisch. et Mey. на скоплениях элювия известняков. Первые два компонента комплекса присутствовали почти повсеместно и образовывали его основу, распространение других было более диффузным, и они то создавали локальные сгущения, то становились очень редкими. Щебнистость почвы везде значительна, за исключением участков серополынной ассоциации; везде, кроме серополынников, на глубине от 40 до 100 см вскрывалась кровля сарматских известняков, а под зарослями колючего вьюнка плиты известняка были или полностью обнажены или прикрыты слоем мелкозема не более 10 см мощностью. Под серополынниками почвы были более мощными и известняки залегали на глубине около 200 см.

На фоне этой комплексной гипсовой пустыни резко выделялись вкрапленные в нее микроландшафты обширных слабо выраженных замкнутых понижений. Диаметр этих депрессий достигал 500—1500 м. Глубина их по отношению к окружающей равнине не превышала 3 м, чаще же колебалась около 1.5—2.0 м. Переход от равнины к депрессии крайне постепенный, и лишь очень редко можно было заметить какой-либо уступ, ограничивающий последнюю; если уступ и был заметен, то никогда не прослеживался по всей границе депрессии, а лишь по отдельным отрезкам. Таким образом, эти депрессии очень мало проявлялись в общем рельефе, зато растительность их была крайне своеобразна. Можно выделить два типа понижений: с господством эфемеров и с господством кустарников и полукустарников.

Понижения первого типа характеризовались тем, что несли растительность, во многом сходную с той, какая их окружала, но отличались присутствием густого и пышно развитого ковра эфемеров. В качестве примера приведем описание депрессии в урочище Бекес. Оно окружено слабоволнистой равниной, на которой развит комплекс с господством серополынной ассоциации при участии группировок биюргуна и колючего вьюнка. Из эфемеров присутствует мортук *Eremopyrum distans* (C. Koch) Nevski. В серополынниках рассеяны очень редкие единичные экземпляры итцегека *Anabasis aphylla* L. По мере того как начинается спуск в депрессию, скачкообразно возрастает обилие мортука. Развитие ковра эфемеров определяет большое физиономическое своеобразие депрессии — ранней весной она выглядит темно-зеленой, летом — лимонно-желтой и как в том, так и в другом случае резко контрастирует с аспектом окружающей равнины. Из других особенностей растительности в понижении можно отметить некоторое возрастание обилия итцегека, но оно не столь велико, чтобы существенно повлиять на физиономический контраст между депрессией и окружающей равниной. Для того чтобы охарактеризовать количественно описываемые нами явления, были произведены подсчеты обилия серой полыни и мортука на площадках 20×20 см и обилия итцегека на площадке 1 кв. м; для полыни и мортука было учтено 10 площадок вне депрессии и 10 площадок в ней; для итцегека было учтено 10 площадок вне депрессии, 10 площадок в краевой части депрессии и 10 в ее центре. За единицу подсчета у полукустарников принимался один куст, у мортука один побег. Результаты представлены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Обилие некоторых видов в районе депрессии Бекес

Вид	Среднее обилие на 1 кв. м		
	вне депрессии	в краевой части депрессии	в центре депрессии
Artemisia terrae alba	13	—	5
Eremopyrum distans	14	—	89
Anabasis aphylla . .	0.1	0.7	1.0

ТАБЛИЦА 2

Обилие некоторых видов в районе урочища Уалы

Вид	Среднее обилие на 1 кв. м		
	центр депрессии	периферия депрессии	склоны депрессии
Peganum harmala . .	2.0	0.25	0.6
Anabasis aphylla . .	—	2.5	0.2
Convolvulus fruticosus	—	0.3	2.0

Второй тип депрессий — это те, в которых развиваются кустарниковые и полукустарниковые заросли, преимущественно заросли *Anabasis aphylla*. Понижения этого типа встречаются чаще, чем депрессии с эфемерами, и обнаруживают более сложное расчленение растительного покрова, чем последние. В качестве примера приведем описание депрессии в урочище Уалы. Понижение это очень велико и достигает 2.5 км в диаметре. В средней части депрессии расположена группа колодцев. Депрессия окружена полого-волнистой равниной, по которой широко развиты серополынники с участием пятен биюргуна и крк-буына. Растительный покров впадины имеет поясное строение. Центр ее занят чистой зарослью *Peganum harmala* L., вокруг которой лежит узкий пояс зарослей колючего вьюнка, без участия других видов; далее к периферии располагается очень широкий (500—700 м шириной) пояс ассоциации Anabasis aphylla — Eremopyrum distans; наконец, на самой окраине, где дно понижения начинает переходить в склоны, вновь появляются чистые заросли колючего вьюнка. Около колодцев расположено небольшое пятно сорняков — *Polygonum aviculare* L. и *Ceratocarpus* sp. Распределение растений, определяющих физиономичность различных поясов, может быть охарактеризовано следующими величинами (среднее из подсчетов, сделанных в каждом поясе на 5—10 площадках по 1 кв. м), показанными в табл. 2.

Сходная картина распределения растительности обнаруживается в урочищах Жанар, Бекеш, Ишке-Кирган. В урочище Бекеш в центре, так же как и на Уалы, расположена заросль *Peganum harmala*, ее окружает кольцо, в котором гармала сочетается с колючим вьюнком, и, наконец, периферия депрессии окружена ассоциацией гармалы и итцегека. В урочище Жанар центр депрессии занят ассоциацией колючего вьюнка и серой полыни с участием эфемеров, а по окраине развито кольцо зарослей гармалы. На Ишке-Киргане благодаря наличию колодцев границы поясов нечеткие и маскируются обилием сорняков; лишь на дне депрессии отчетливо обозначаются заросль гармалы и ковер мортука.

С описанными выше микроландшафтами бессточных впадин связано существование локальных скоплений слабо минерализованных грунтовых вод. В некоторых из депрессий располагаются колодцы, в других вода обнаруживается бурением. О глубине залегания этих вод и степени их минерализации под различными сообществами можно судить по данным, приведенным в табл. 3.

Несмотря на неотчетливость границ депрессий в рельефе и постепенность перехода от них к окружающим равнинам, депрессии могут быть хорошо распознаны по покрывающей их растительности. Генезис последней довольно сложен, и в ней можно выделить несколько групп.

Одну группу образуют виды, проникающие в депрессии по участкам, где обнажена коренная почвообразующая порода — сарматский известняк. Типичный представитель этой группы — *Convolvulus fruticosus*. Чаще всего он концентрируется на склонах, где эрозия выводит на поверхность плиты известняка, однако может встречаться и в центральных частях впадины, если там развиты карстовые процессы, приводящие к формированию просадок с обнаженными известняковыми степками. Сюда же, очевидно, относится и *Capparis spinosa*. Этот вид встречается на такыровидных поверхностях на дне депрессий, причем в прикопках на ничтожной глубине обнаруживалась поверхность известняка.

Другую группу образуют эфемеры, пышное развитие которых в депрессиях стоит в связи с сильной выщелоченностью поверхностных горизонтов почвы скапливающимися здесь осадками. Не имея непосредственной связи с грунтовыми водами, они являются косвенными гидроиндикаторами, так как указывают на условия, благоприятствующие формированию линзы, т. е. на усиленную инфильтрацию.

Наконец, наиболее важную в индикационном отношении группу представляют фреатофиты, обильное развитие которых в депрессиях стоит, очевидно, в непосредственной связи с присутствием здесь линзы слабо минерализованных вод. Сюда относятся в первую очередь *Anabasis aphylla* и *Peganum harmala*; следует отметить, что последний вид встречался лишь в тех депрессиях, в которых были колодцы, и являлся, таким образом, полусорным. *Anabasis aphylla* образовывал заросли и в таких понижениях, где колодцев не было. Кроме этих двух наиболее распространенных видов, нами были встречены следующие фреатофиты: *Alhagi pseudalhagi* (M. B.) Desv., *Dodartia orientalis* L., *Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth (только в одной депрессии), но все они встречались нечасто, а в качестве доминантов выступали исключительно редко.

ТАБЛИЦА 3

Некоторые гидрогеологические условия микроландшафтов бессточных депрессий гипсовой пустыни (Устюрт)

Микроландшафт и характер растительности	Глубина залегания грунтовых вод (в м)	Сумма солей (в мг/л)	Содержание главнейших ионов (в % мг. экв.)					
			Na K	Ca	Mg	Cl	SO_4	HCO_3
Слабо врезанная депрессия с господством ассоциации Eremopyrum distans—Artemisia terrae alba	8.5	3846	65	11	24	78	16	6
Обширная пологая, но довольно глубоко врезанная депрессия с сочетанием поясов *Peganum harmala*, *Anabasis aphylla*, *Convolvulus fruticosus*	11.0	2640	61	17	22	66	24	10
Небольшая глубоко врезанная депрессия с сочетанием поясов *Peganum harmala*, *Anabasis aphylla* — *Convolvulus fruticosus*	7.8	1039	64	16	20	71	9	20
Небольшая пологая депрессия с сочетанием поясов *Convolvulus fruticosus* — *Artemisia terrae alba*, *Anabasis aphylla*, *Peganum harmala*	12.0	2773	73	11	16	82	11	7
Обширная очень пологая депрессия, лишенная отчетливой поясности и занятая ассоциацией Peganum harmala—Eremopyrum distans	17.9	806	10	47	43	10	66	24
Обширная очень пологая депрессия с комплексом ассоциации Alhagi pseudalhagi—Capparis spinosa с участием *Dodartia orientalis* и *Lasiagrostis splendens*	—	2605	37	29	34	34	58	8

Примечание. Расположение поясов в депрессиях указано от центра к периферии депрессии, доминанты различных поясов отделены запятой, доминанты одного пояса соединены знаком минус.

Не вполне ясным остается вопрос о том, насколько точно описанные выше комплексы обозначают границу той или иной линзы. Для его решения, хотя бы частично, в одной из депрессий в районе урочища Чукурой нами была сделана попытка сопоставить результаты геоботанических индикационных исследований с материалами, полученными путем геофизических электроразведочных работ, произведенных геофизиком Ю. А. Осяниным, любезно предоставившим свои данные в наше распоряжение, за что мы приносим ему горячую благодарность. Таким путем удалось выяснить, что расположенный в центре депрессии комплекс, образованный ассоциациями Artemisia terrae alba—Alhagi pseudalhagi, Artemisia terrae alba—Anabasis aphylla, Artemisia terrae alba—Peganum harmala—Dodartia orientalis и разреженными группировками *Capparis spinosa*, по своему распространению совпадал с группой небольших пресных линз, расположенных на глубине около 15 м, почти сливающихся своими краевыми частями и имеющими каждая около 200—300 м в диаметре. Границы упомянутого комплекса выходили за периферию группы линз лишь на одном небольшом отрезке не более чем на 150 м, в большей же части совпадали с границей, полученной путем электроразведки с колебанием ±25 м, что не имело большого значения при поисковых работах на воду (так как бурение обычно ведется в центре контура линзы, независимо от того, получен ли он путем геоботанических или же электроразведочных данных).

Развитие фреатофитов и густого эфемерового покрова служит причиной того, что описанные микроландшафты гипсовой пустыни хорошо заметны при аэровизуаль-

ных наблюдениях и на аэрофотоснимках. На последних они выделяются темными пятнами на сером фоне аэрофотоизображения пустыни, при наблюдениях же с самолета выглядят в течение большей части вегетационного периода сочными, ярко зелеными. Лишь те из них, в которых преобладают эфемеры и отсутствуют фреатофиты, приобретают летом лимонно-желтый цвет. Своеобразная окраска и легкая опознаваемость микроландшафтов депрессий облегчает их картирование и делает их важными гидроиндикаторами при поисках неглубоко залегающих грунтовых вод в гипсовых пустынях.

Литература

Востокова Е. А. (1952). Чиевники Западного Казахстана. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 1.— Востокова Е. А. (1959). Влияние погребенного рельефа на растительный покров в пределах Жанадарьинской равнины. ИАН СССР, сер. геогр., 3.— Востокова Е. А. (1961). Геоботанические методы поисков подземных вод в засушливых областях СССР. — Пельт Н. Н., В. Ф. Чирвинский. (1956). Пути сельскохозяйственного освоения Устюрта. — Рябинин А. Н. (1905). По прикаспийским степям и Устюрту. Горн. журн., 1. — Cannon W. (1913). Botanical Features of Algerian Sahara. — Robinson T. W. (1958). Phreatophytes. Geological Survey papers, 1423.

Лаборатория индикационной геоботаники
Всесоюзного научно-исследовательского
института гидрогеологии и инженерной геологии,
Москва.

(Получено 27 XI 1964).

УДК 581.48 : 631.4 : 634.956.5 (477.63)

М. А. Альбицкая и О. Б. Мороз

О ВИДОВОМ СОСТАВЕ И КОЛИЧЕСТВЕ СЕМЯН В ПОЧВЕ ИСКУССТВЕННЫХ ЯСЕНЕВЫХ НАСАЖДЕНИЙ НА ДНЕПРОПЕТРОВЩИНЕ

Изучение видового состава и запаса семян в почве искусственных лесных сообществ представляет теоретический и практический интерес, так как позволяет глубже познать структуру и динамику этих сообществ, установить источники их заселения сорными травянистыми видами и наметить меры борьбы с ними.

В 1959 г. нами исследовались искусственные насаждения Комиссаровского леса, расположенного в зоне обыкновенного чернозема в Пятихатском районе Днепропетровской области в 15 км от железнодорожной станции Эрастовка.

Почвенные образцы брались буром И. Н. Шевелева (1937) до глубины 25 см с диаметром стакана 10.5 см.

Почвенные образцы промывались на ситах с диаметром отверстия в 0.25 мм. Остаток высушивался, в камеральных условиях отбирались внешне жизнеспособные семена растений и плоды, которые мы условно называем «семенами».

Определялось среднее количество семян из шести повторностей на 1 м² для каждого горизонта и до глубины 25 см. В том случае, когда среднее количество семян в пробе было менее единицы, мы отмечали их встречаемость как единичную.

В порослевых насаждениях с преобладанием ясеня было заложено три пробные площади (полуосветленная структура) и одна пробная площадь в порослевом ясеневодубовом насаждении (полутеневая структура). Все изучаемые насаждения располагались на суглинистом обыкновенном черноземе в суховатом типе лесорастительных условий.

Результаты подсчета приведены в табл. 1.

Из табл. 1 видно, что в почве искусственных лесонасаждений были найдены семена 41 вида. Из них 2 вида — древесные породы, белая акация и ясень обыкновенный, 1 вид — кустарник желтая акация и 38 видов — травянистые растения.

Наибольшее количество внешне жизнеспособных семян имеют однолетние сорные и сорно-степные виды: *Chenopodium album* L., *Cuscuta epithymum* Murr., *Polygonum convolvulus* L., *Lithospermum arvense* L., *Lamium amplexicaule* L., *Veronica arvensis* L. *Viola matutina* Klok.

Из многолетников наибольшее количество семян дали *Fragaria viridis* Duch., *Potentilla argentea* L. (за исключением вырубки) и *Ajuga genevensis* L., характерные для травостоя этих насаждений. Семена древесных и кустарниковых видов встречаются единично или совсем отсутствуют, если не считать семян белой акации, найденных в значительном количестве в почве порослевого дубово-ясеневого насаждения.

Изучение состава семян с точки зрения принадлежности их к определенным биоморфам и феноморфам показало, что в насаждениях полуосветленной структуры с преобладанием ясеня, за исключением стадии чащи, господствуют семена однолетников, представленные главным образом сорно-степными («St Ru») и сорно-полевыми («Ru») видами. Из многолетников — много семян *Fragaria viridis* L. и *Potentilla argentea* L.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав и количество семян в почве искусственных ясеневых и ясенево-дубовых насаждений полуосветленной и полутеневой структуры

Виды	Полуосветленная структура			Полутеневая структура	Ценоморфы
	вырубка 1-го года порослевого насаждения 1Д 4Б Ак 5 Яс. об.	порослевое насаждение 2Д 8 Яс. об. 10 лет	порослевое насаждение 3Д 7 Яс. об. 20 лет	порослевое насаждение 5Д 5 Яс. об. 35—40 лет	
I. Деревья и кустарники					
1. *Fraxinus excelsior* L.	—	Ед.	—	—	Sil
2. *Robinia pseudoacacia* L.	—	1044	—	—	»
3. *Caragana arborescens* Lam.	—	—	Ед.	—	»
Итого		1044	Ед.	—	—
II. Травянистые виды					
А. Однолетники					
4. *Amaranthus retroflexus* L.	Ед.	—	—	—	Ru
5. *A. albus* L.	»	—	Ед.	116	»
6. *Chenopodium album* L.	696	464	116	Ед.	»
7. *Cannabis ruderalis* Janisch.	Ед.	—	Ед.	—	»
8. *Cuscuta epithymum* Murr.	232	1044	»	580	»
9. *Draba nemorosa* L.	1276	—	—	—	St Ru
10. *D. verna* L.	116	—	—	—	» »
11. *Galium aparine* L.	Ед.	—	232	Ед.	Sil Ru
12. *Gypsophila muralis* L.	3248	Ед.	—	»	St Ru
13. *Glaucium corniculatum* Curt.	—	—	Ед.	—	Ru
14. *Hyosciamus niger* L.	—	Ед.	—	—	Ru
15. *Lamium amplexicaule* L.	464	116	116	—	Ru
16. *Lithospermum arvense* L.	812	—	1740	Ед.	»
17. *Myosotis intermedia* Link	—	348	Ед.	»	»
18. *Polygonum convolvulus* L.	464	—	116	»	»
19. *Polycnemum arvense* L.	Ед.	Ед.	116	580	»
20. *Setaria viridis* P. B.	»	—	Ед.	—	»
21. *Sisymbrium altissimum* L.	232	348	116	Ед.	»
22. *S. sophia* L.	—	Ед.	—	—	»
23. *Veronica arvensis* L.	3712	348	2204	348	St Ru
24. *Viola matutina* Klok.	696	464	580	116	» »
Итого	11948	3132	5336	1740	—
Б. Двулетники					
25. *Lactuca serriola* L.	—	—	—	Ед.	Ru
26. *Melilotus officinalis* L.	Ед.	Ед.	Ед.	—	St Ru
27. *M. albus* Desr.	—	»	»	—	» »
28. *Sinapis alba* L.	—	—	»	—	Ru
29. *Vicia villosa* Roth	—	—	»	—	St
Итого	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	—
В. Многолетники					
30. *Ajuga genevensis* L.	348	348	928	232	Pr St
31. *Coronilla varia* L.	—	—	—	Ед.	» »
32. *Convolvulus arvensis* L.	Ед.	Ед.	696	»	Ru
33. *Chelidonium majus* L.	116	—	—	—	Sil Ru
34. *Fragaria viridis* L.	—	4060	232	348	Sil
35. *Marrubium praecox* Janka	Ед.	Ед.	116	—	St
36. *Poa compressa* L.	»	—	—	Ед.	»
37. *Potentilla argentea* L.	—	1624	2436	—	Pr
38. *P. erecta* L.	—	—	232	—	St
39. *Rumex acetosa* L.	Ед.	—	—	—	Pr
40. *Taraxacum officinale* Wigg.	116	—	Ед.	—	Pr Ru
41 *Vicia cracca* L.	—	—	»	—	Ru
Итого	580	6032	4640	580	—

ТАБЛИЦА 2

Распределение запаса семян в почве искусственных ясеневых и ясенево-дубовых насаждений полуосветленной и полутеневой структуры Комиссаровского леса до глубины 25 см на 1 м²

Световая структура	Тип лесорастительных условий	Время взятия образцов	Пробные площади	Биологические группы	Количество семян на разных глубинах (в см)						Всего на 1 м²
					0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	
Полуосветленная.	Суховатый.	18 VI 1959	Одногодичная вырубка порослевого дубово-белоакациево-ясеневого насаждения (1Д 4Б Ак. 5Яс. об.) (до смыкания). Травостой развит хорошо.	Общее количество семян	—	10440	1624	348	116	Ед.	12528
				То же, в %	—	83.4	13.0	2.7	0.9	—	100
				В том числе:							
				I. Деревьев и кустарников	—	—	—	—	—	—	—
				То же, в %	—	—	—	—	—	—	—
				II. Травянистых видов	—	10440	1624	348	116	Ед.	12528
				То же, в %	—	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
				а) малолетников	—	10092	1508	348	Ед.	Ед.	11948
				То же, в %	—	96.7	92.8	100.0	—	—	95.4
				б) многолетников	—	348	116	Ед.	116	—	580
				То же, в %	—	3.3	7.2	»	100.0	—	4.6
Полуосветленная.	Суховатый.	12 VI 1959	Порослевое дубово-ясеневое насаждение (2Д 8Яс. об.) 10—12 лет (стадия чащи). Травостой почти отсутствует.	Общее количество семян	1392	5336	2436	696	348	Ед.	10208
				То же, в %	13.6	52.3	23.8	6.8	3.5	—	100.0
				В том числе:							
				I. Деревьев и кустарников	464	348	116	116	—	—	1044
				То же, в %	33.3	6.6	4.8	16.6	—	—	10.0
				II. Травянистых видов	928	4988	2320	580	348	Ед.	9164
				То же, в %	66.7	93.4	95.2	83.4	100	»	90.0
				а) малолетников	928	1276	580	116	232	»	3132
				То же, в %	100.0	25.7	25.0	20.0	66.6	»	34.2
				б) многолетников	Ед.	3712	1740	464	116	—	6032
				То же, в %	»	74.3	75.0	80.0	33.4	—	65.8

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Световая структура	Тип лесорастительных условий	Время взятия образцов	Пробные площади	Биологические группы	Количество семян на разных глубинах (в см)						Всего на 1 м²
					0	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25	
Полуосветленная.	Суховатый.	6 VI 1959	Порослевое дубово-ясеневое насаждение (3Д 7Яс. об.) 18 лет (усиленного светового состояния). (Жердняк). Травостой развит хорошо.	Общее количество семян	2204	4176	2088	812	464	232	9976
				То же, в %	22.0	42.0	21.0	8.0	4.5	2.5	100
				В том числе:							
				I. Деревьев и кустарников	Ед.	—	—	—	—	—	Ед.
				То же, в %	—	—	—	—	—	—	—
				II. Травянистых видов	2204	4176	2088	812	464	232	9976
				То же, в %	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
				а) Малолетников	1972	2552	464	232	116	Ед.	5336
				То же, в %	89.5	61.2	22.2	28.5	25.2	—	53.3
				б) Многолетников	232	1624	1624	580	348	232	4640
				То же, в %	10.5	38.8	77.8	71.5	74.8	100.0	46.7
Полутеневая.	Суховатый.	13 VI 1959	Порослевое ясенево-дубовое насаждение (5Д 5Яс. об.) 35—40 лет (стадия изреживания) (кв. 16). Травостой развит слабо.	Общее количество семян	232	348	580	696	464	Ед.	2320
				То же, в %	10.0	15.0	25.0	30.0	20.0	—	100.0
				В том числе:							
				I. Деревьев и кустарников	—	—	—	—	—	—	—
				То же, в %	—	—	—	—	—	—	—
				II. Травянистых видов	232	348	580	696	464	Ед.	2320
				То же, в %	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	—	100.0
				а) Малолетников	232	348	464	348	348	Ед.	1740
				То же, в %	100.0	100.0	80.0	50.0	75.0	—	75.0
				б) Многолетников	Ед.	—	116	348	116	—	580
				То же, в %	—	—	20.0	50.0	25.0	—	25.0

Общее количество семян и распределение их по вертикальному профилю показано в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что наибольший запас семян травянистых растений имеется в почве одногодичной вырубки, где на 1 м² приходится их 12 528 шт. Несколько меньше семян трав встречается в почве порослевых дубово-ясеневых насаждений стадии чащи и жердняка усиленного светового состояния.

Незначительная разница в почвенной засоренности этих насаждений, по-видимому, объясняется недавним смыканием крон в насаждении (стадия чащи).

Резко снижен запас семян в почве дубово-ясеневого насаждения полутеневой структуры. Здесь на 1 м² приходится 2320 внешне жизнеспособных семян, что почти в 4 раза меньше содержания их в почве порослевого дубово-ясеневого насаждения стадии чащи.

По общему количеству семян в почве насаждение полутеневой структуры стоит близко к дубовым насаждениям теневой структуры. Небольшой запас семян в почве искусственных насаждений полутеневой и теневой структуры, по-видимому, связан со слабым развитием травостоя в этих насаждениях.

Анализ послойного распределения семян в почве насаждений полуосветленной структуры говорит о постепенном падении их запаса с глубиной. Максимальное количество внешне жизнеспособных семян здесь содержится в слое почвы до 5 см, составляя 40.3—52.3% от общего их запаса. На глубине 5—10 см количество внешне жизнеспособных семян сокращается в 2 и более раза по сравнению с горизонтом 0—5 см. Особенно сильно падает содержание семян глубже 10 см, достигая минимума в горизонте 20—25 см.

Во всех изученных насаждениях лесная подстилка имела меньший запас семян по сравнению с верхним почвенным горизонтом (0—5). Это явление, по-видимому, связано с лучшими условиями для их прорастания в лесной подстилке, а также отсутствием семян этого года, так как пробы брались до обсеменения растений.

Аналогичное распределение семян наблюдалось также и в почве одногодичной вырубки порослевого дубово-белоакациево-ясеневого насаждения. Основная масса семян здесь находилась в горизонте 0—5 см, где на 1 м² их насчитывалось 10 440, или 83.4% от общего их запаса; запас семян снижается до 13% в горизонте 5—10 см.

Исключительно высокое содержание семян в слое почвы до 5 см глубиною отчасти связано с осыпанием семян некоторых коротковегетирующих многолетников, так как почвенные образцы брались 18 июня.

Иначе распределяются семена в почве 40-летнего порослевого ясенево-дубового насаждения полутеневой структуры. Как и в дубовых насаждениях теневой структуры, минимальное количество внешне жизнеспособных семян находится здесь в лесной подстилке и в верхнем горизонте почвы до 5 см соответственно 10 и 15% от общего числа зачатков. Глубже происходит постепенное нарастание запаса семян; далее количество их убывает в горизонте 15—20 см и, наконец, единичная встречаемость наблюдается в горизонте 20—25 см.

Такое распределение семян в почве искусственных насаждений полутеневой и теневой структур, по-видимому, связано с возрастными изменениями этих насаждений, приводящими к резкому сокращению травостоя после смыкания крон.

Литература

Альбицкая М. А. (1960). Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР. В сб.: Искусственные леса степной зоны Украины. — Антипин Н. А. (1939). К вопросу о семенном возобновлении в луговых травостоях. Сов. бот., 1. — Белозеров П. И. (1949). О всхожести семян сорных трав, извлеченных из пахотного слоя почвы. Докл. Всесоюзн. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1. — Белозеров П. И. (1952). Динамика засоренности полевых почв центральной части Вологодской области. Докл. Всесоюзн. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 3.— Бельгард А. Л. (1950). Лесная растительность юго-востока УССР. — Бельгард А. Л. (1960). Введение в типологию искусственных лесов степной зоны. В сб.: Искусственные леса степной зоны Украины. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1941). Семенное возобновление в луговых ценозах лесной зоны. Уч. Зап. ЛГУ, сер. биолог., 20. — Голицын С. В. (1939). Засоренность полевых почв Курской области. Тр. Воронежск. гос. унив., 5. — Зеленчук Т. К. (1959). Запаси насіння в грунті пасовищ Дублянської долини в околицях Львова. Наук. зап. Наук. прир. музею. АН УРСР, VII. — Зеленчук Т. К. (1961). Содержание жизнеспособных семян в луговых торфянистых почвах Львовской области. Бюлл. МОИП, отд. биолог., XVI (3). — Карпов В. Г. (1960). О видовом составе живых семян и запасе их в почве ельника-черничника. Тр. МОИП, III. — Киселев А. Н. (1940). Динамика запаса семян сорняков в почве и ее роль в деле обоснования системы борьбы с сорняками. Тр. Тимирязевск. с.-х. акад. Юбил. сб., 3. Полеводство. — Мелехова Т. А., П. П. Пастухова и А. А. Корелина. (1954). В вопросу о запасе семян в почве. В сб.: Концентрированные рубки в лесах Севера. — Мякотина Г. В. . . Почвенный запас семян хвойных. Вестн. с.-х. науки, 5. — Побединский А. В. (1958). Использование почвенного запаса семян в целях возобновления леса. Бюлл. научн. техн. информ., 9, Всесоюзн. н.-и. инст. лесоводств. и механизац. лесн. хоз. — Подопригора В. С. (1960). Жизнеспособность семян поздних яровых сорняков в почве степи УССР. Бот. журн., 2. — Работнов Т. А. (1948) Жизнеспособные семена в почвах луговых ценозов. Успехи совр. биолог., 26, 1/4. — Работнов Т. А. (1951). Живые семена в почвах лугов Окской поймы. «Вопросы кормодобывания», 3. — Работнов Т. А. (1956). Некоторые данные о содержании всхожих семян в почвах луговых сообществ. В кн.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Шевелев И. Н. (1922). Видовой состав и распределение семян самообсеменяющихся сорных растений в почве. Тр. Екатер. с.-х. опытн. станции, 5. — Шевелев И. Н. (1928). Методы и результаты исследования распределения семян сорных растений в почве полей степной полосы Украины. Дневн. Всесоюзн. съезда ботаников в Ленинграде в 1928 г. — Шевелев И. Н. (1930). Результаты исследования сорных растений в опытных севооборотах. Восточностепная обл. с.-х. оп. станц. Отдел. сорн. раст., 56. — Шевельов І. Н. (1937). Бурьяни УРСР. Заходи боротьби з ними і ілюстрований їх визначник.

Днепропетровский
государственный университет,
Комплексная экспедиция
по исследованию лесов
степной зоны УССР.

(Получено 7 II 1964).

УДК 634.95 : 633.872 : 543.8

А. М. Якшина

СОСТОЯНИЕ ПОДРОСТА ДУБА ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА В СВЯЗИ С БАЛАНСОМ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

С 4 рисунками

Обильный самосев дуба, периодически появляющийся под пологом материнского леса, живет недолго, через несколько лет превращается в торчки и отмирает. В разных географических зонах, в разных местообитаниях причины этого явления различны. В степных лесонасаждениях роль ведущего экологического фактора играет конкуренция за почвенную влагу (Карпов, 1955, 1956). На бедной почве в южнотаежных лесах основным является недостаток минеральных веществ (Карпов, 1957, 1961). Корневая конкуренция имеет место и в районе наших работ (Серебряноборское опытное лесничество Московской области) — на сравнительно богатой лесной среднеподзолистой почве, обильно увлажненной весенней верховодкой. Обрезка корней деревьев и кустарников, проведенная в этих условиях, несколько улучшает состояние трав и подроста (Рысин и Шмальгаузен, 1964), однако, по-видимому, здесь не корневая конкуренция лимитирует развитие подроста.

В количестве, распределении и состоянии подроста в наших условиях большую роль играет свет. Обильное групповое возобновление встречается вдоль дорог и в окнах полога; под густыми кронами, где освещенность очень низка, подрост более редкий и хуже развит.

Цель данной работы — выяснить состояние подроста дуба в зависимости от сомкнутости крон и освещенности под пологом, а также установить, хотя бы в первом приближении, баланс органического вещества у неодинаково развитых экземпляров подроста.

Работа проводилась под руководством Ю. Л. Цельникер.

Объект. Дубовый лес, в котором велась работа, расположен на водоразделе в басс. р. Москвы. Он относится к типу липо-дубняк кленово-лещинный (Никитин, 1961) и имеет трехъярусное строение. Первый ярус состоит в основном из порослевого дуба в возрасте 70—80 лет, высотой 17 м; в него же входят липа и береза 60—70 лет. Второй ярус высотой 10—12 м состоит из тех же пород и клена остролистного. Густой подлесок представлен в основном лещиной высотой 3—5 м. В травяном покрове преобладает осока волосистая, часты представители дубравного широкотравья.

Методика. На участке размером 44 × 16 м с неравномерным распределением деревьев зарисовывались проекции крон в масштабе 1 : 50.

В пределах участка была отбита и закреплена в натуре линия длиной 55 м, где через каждый метр на постоянных точках отмечалась освещенность люксметром Ю-16. Измерения производились один раз в час, с 6 до 18 часов. По данным этих измерений, проведенных в середине августа 1963 г., была построена световая карта для этой линии.

Вдоль линии в четырех участках с сомкнутостью крон 0.6—0.7—0.8—0.9 обмерялось по 50 дубков в возрасте 4—6 лет. Учитывались: высота дерева, диаметр стволика у поверхности земли, число, вес и площадь листьев, вес стволиков и корней, способ роста (верхушечный, боковой) и др.

Контролем служили 6-летние дубки, выращенные на заброшенном лесном питомнике, который представляет собой большую (0.5 га) поляну среди леса.

Расходная часть баланса — дыхание — учитывалась по выделению CO_2 в замкнутых сосудах со щелочью (методика Бойсен-Йенсена). В опыт брались отрезанные части растений — корни, стволики и листья вместе с зеленым побегом текущего года. Дыхание определялось непосредственно в лесу в течение мая—июля 1963 г. Данные по приходной части баланса получены от И. С. Малкиной.

Результаты. На рис. 1 показаны проекции крон древесного полога и подлеска и направление световой ленты с точками измерений на ней. Закартированный участок включает два окна в пологе. Ступени сомкнутости крон, на которых измерялось состояние дубков, соответствуют следующим точкам:

Сомкнутость крон	0.6	0.7	0.8	0.9
Точки (порядковый номер)	0—10	45—50	13—20	35—40

На рис. 2 представлена световая карта линии измерений. По оси ординат отложены часы дня, по оси абсцисс — точки измерений.

Как видно из данных линии измерений, на питомнике освещенность высокая и плавно изменяющаяся в течение дня; в окнах полога свет значительно более слабый и мелькающий, часто меняющий свою интенсивность. В участках с большой сомкнутостью крон в течение почти всего дня освещенность ровная, величина ее очень мала и только в полуденные часы сюда пробивается более яркий свет.

Измерения света проводились в августе, когда интенсивность солнечной радиации была заметно ниже, чем в середине лета. Поэтому по методике Ю. Л. Цельникер была расчитана освещенность для интересующих нас ступеней сомкнутости полога на середину июня, июля и августа (рис. 3; горизонтальные линии на этом рисунке — величина светового насыщения фотосинтеза дуба, установленная И. С. Малкиной). Рис. 3 показывает, что на питомнике всегда имеется избыток света; в окнах полога света вполне достаточно, на участках же с более высокой сомкнутостью крон, выше чем 0.7 дубки почти никогда не имеют условий для оптимальной ассимиляции.

Посмотрим, как зависит состояние подроста дуба от сомкнутости крон и освещенности (табл. 1). По мере увеличения сомкнутости крон от 0.2 до 0.9 диаметр стволика 6-летних дубков уменьшается вдвое, высота — в четыре раза, число листьев — в 10 раз, т. е. наблюдается резкое ухудшение состояния дубков.

Если же сравнить на каждом из участков эти показатели для дубков разного возраста, то можно увидеть следующее: при сомкнутости крон 0.6 дубки пятилетки и четырехлетки заметно отстают от шестилеток на этом участке. При сомкнутости крон 0.7 пятилетки и четырехлетки меньше шестилеток, но равны между собой. При сомкнутости крон 0.8 и 0.9 почти все дубки одинаковы, независимо от их возраста.

Очевидно, при сомкнутости крон полога 0.8—0.9 создаются настолько плохие условия для подроста, что прирост дубков на 5-м году практически прекращается. Исходя из этого, мы определяли поверхность листьев и вес отдельных органов у дубков на каждом из участков независимо от их возраста, хотя это и могло дать некоторую ошибку в сторону занижения для окон полога с сомкнутостью 0.6 и 0.7. Полученные данные сведены в табл. 2, которая является продолжением предыдущей.

Из табл. 2 явствует, что по мере смыкания крон и уменьшения освещенности сокращается ассимиляционная поверхность и вес всех органов. При этом загущение леса особенно угнетает развитие листьев: общая листовая поверхность сокращается в 30 с лишним раз, а вес листьев на одном растении — в 70 раз (до 1.4%). Вес ствола

ТАБЛИЦА 1

Состояние 4—6-летнего подроста дуба при разной сомкнутости крон материнского полога

Сомкнутость крон	6 лет			5 лет			4 года		
	$D \frac{мм}{\%}$	$H \frac{см}{\%}$	число листьев	$D \frac{мм}{\%}$	$H \frac{см}{\%}$	число листьев	$D \frac{мм}{\%}$	$H \frac{см}{\%}$	число листьев
0.2	7.9/100	98.0/100	58.4/100	—	—	—	—	—	—
0.6	4.3/55	42.5/43	13.0/22	3.6/45	36.3/37	9.3/16	3.0/38	30.5/31	8.7/15
0.7	4.8/61	33.5/34	9.0/15	3.8/48	27.6/28	8.6/15	4.1/51	28.0/29	8.3/14
0.8	3.8/48	28.0/29	6.7/11	3.8/48	23.4/24	5.9/10	3.8/48	22.4/23	5.3/9
0.9	3.6/46	23.0/23	5.0/9	2.5/32	22.2/23	5.5/9	3.5/44	22.3/23	5.3/9

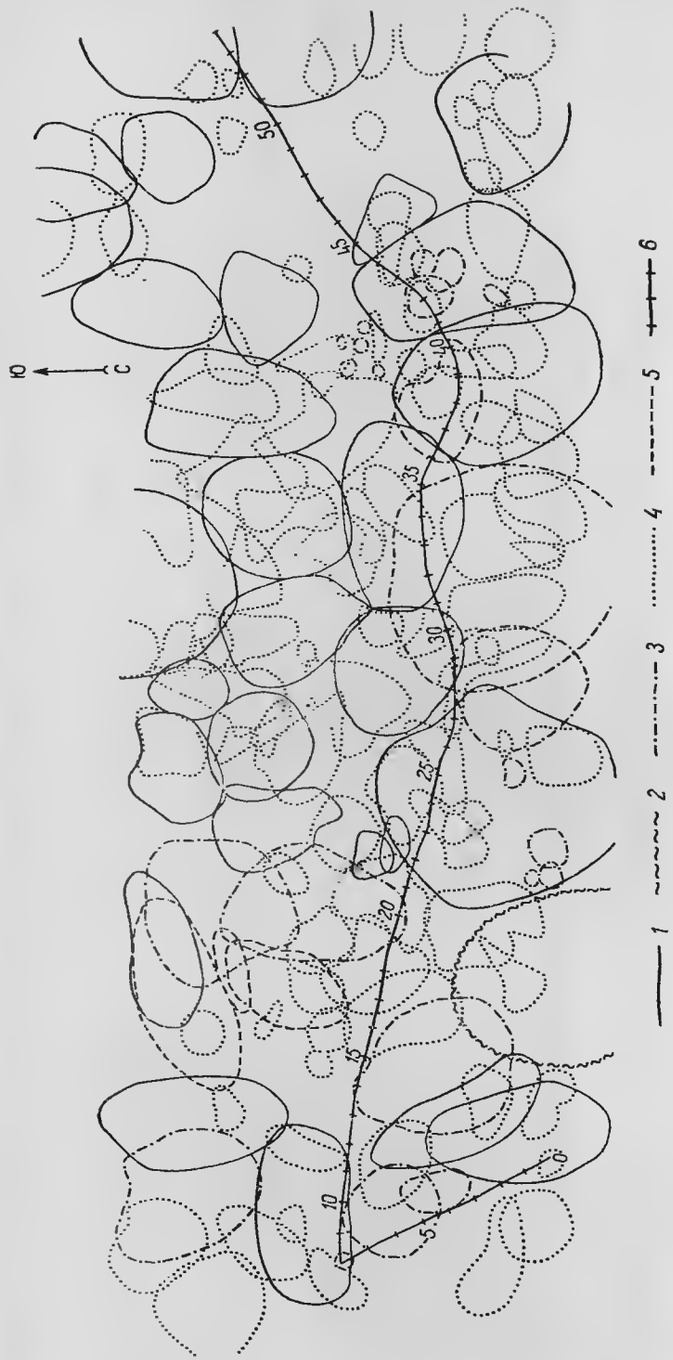


Рис. 1. Проекции крон древесного полога и подлеска.

1 — дуб черешчатый; *2* — липа мелколистная; *3* — клен остролистный; *4* — лещина; *5* — береза; *6* — линия световых измерений

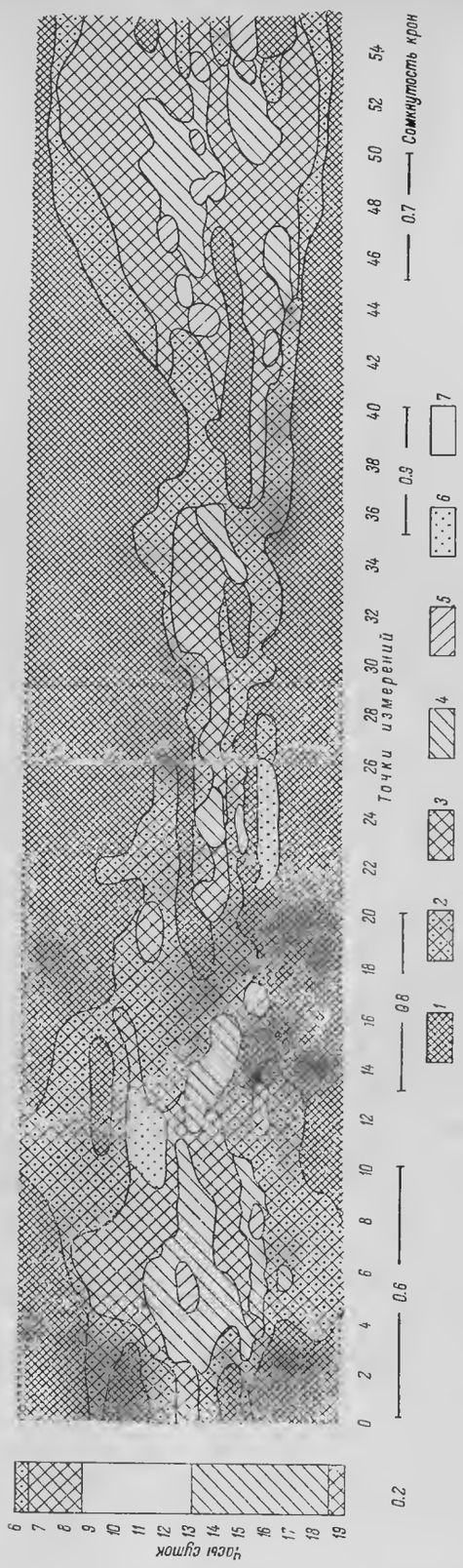


Рис. 2. Световая карта для световой линии, показанной на рис. 1, *б*.

На оси абсцисс — точки измерений; *на оси ординат* — часы суток. *Градации освещенности* в тыс. люкс: *1* — 0—0.8, *2* — 0.8—1.6, *3* — 1.6—3.2, *4* — 3.2—6.4, *5* — 6.4—12.8, *6* — 12.8—25.6, *7* — 25.6—51.2. *Столбик слева* — освещенность на питомнике.

и корней уменьшается в 20 раз, общий вес растения — в 25 раз. Заметно сокращается и число растений, приходящееся на 1 м².

Что касается процента дубков с моноподиальным нарастанием, то для них закономерного изменения не обнаружено. Одно лишь несомненно, что на ярком свету (питомник) рост симподиальный, ярко выражено ветвление ствола, что самым лучшим образом отражается на развитии листьев и состоянии дубков.

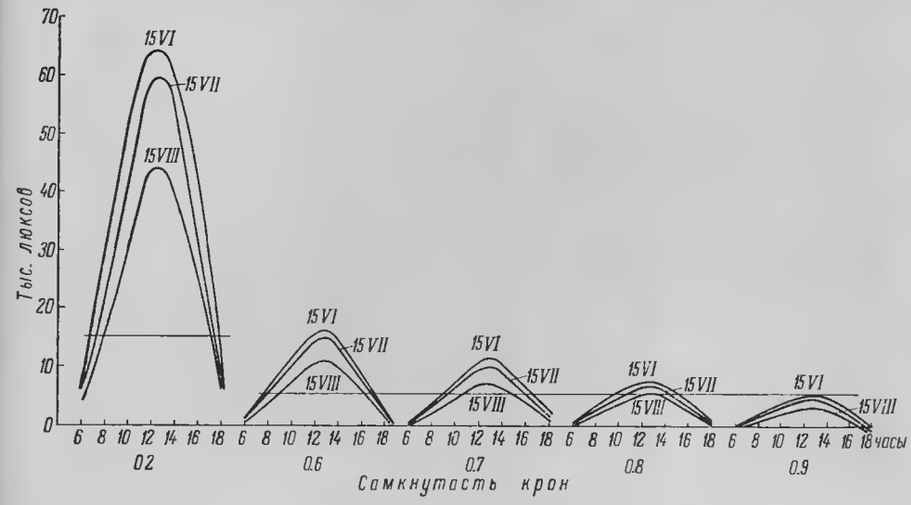


Рис. 3. Расчетная освещенность под пологом дубового леса с разной сомкнутостью крон.

На оси абсцисс — часы суток; *на оси ординат* — освещенность в тыс. люкс. *Горизонтальная линия* — световое насыщение фотосинтеза.

Каким образом складывается баланс органического вещества у дубков в разных условиях освещенности? Приходная часть баланса — продуктивность фотосинтеза — произведение интенсивности его на рабочее время и массу листьев. Расходная часть — траты на дыхание — произведение интенсивности дыхания на массу листьев и рабочее время (Иванов, 1941, 1946). В работе 1941 г. Л. А. Иванов дает балансное уравнение урожая:

$$M+m=fPT-aP_1T_1,$$

где M — сухой вес всего растения за исследуемый период, m — вес опавших за это время частей, f — интенсивность фотосинтеза, P — рабочая поверхность или масса, T — рабочее время, a — интенсивность дыхания, P_1 — масса дышащих листьев, T_1 — время дыхания.

ТАБЛИЦА 2

Развитие 4—6-летнего подроста дуба в зависимости от сомкнутости крон материнского полога

Сомкнутость крон	Густота на 1 м² (штук)	Поверхность (в см)		Сырой вес (в г)					% верхушечного роста
		одного листа	общая	ствола	корней	одного листа	всех листьев	общий вес одного дубка	
0.2	100	44.5/100	2599/100	18.8/100	28.0/100	0.72/100	42.0/100	88.8/100	0
0.6	73	31.8/71	334/13	3.7/20	5.2/19	0.26/39	2.9/7	11.8/13	24
0.7	61	23.0/52	184/7	2.0/11	2.5/9	0.21/29	1.7/4	6.2/7	12
0.8	—	14.2/32	87/3	1.5/8	1.7/6	0.15/21	0.9/2	4.1/5	7
0.9	12	16.0/36	80/3	0.9/5	2.1/7	0.12/17	0.6/1.4	3.6/4	18

Не располагая достаточно подробными данными для установления урожая за весь сезон, попробуем рассчитать среднесуточный урожай по данным апреля—июля 1963 г. Интенсивность фотосинтеза для дубков установлена И. С. Малкиной; исходя из средней освещенности участков леса с разной сомкнутостью крон, она принимается нами как 3.3 мг CO_2/г час для сомкнутостей 0.6—0.7 и 2.8 мг CO_2/г час для сомкнутостей 0.8—0.9. Для питомника она равна 3.0 мг. Рабочее время фотосинтеза у дубков под пологом 10 часов.

Интенсивность дыхания была такова: для стволов в дневное время (за 10 часов) она была равна 0.071 мг CO_2/г час, а в ночное время (за 14 часов ночи) — 0.029 мг CO_2/г час. Для корней соответствующие цифры составляют 0.445 и 0.133 мг CO_2/г час. Для листьев в расчеты необходимо добавить только величину ночного дыхания (0.256 мг CO_2/г час), так как получаемая цифра наблюдаемого фотосинтеза есть уже разность между истинным фотосинтезом и дыханием за тот же отрезок времени.

Вычислим по формуле Иванова среднесуточный баланс дубков с питомника, подставляя соответствующие цифры из табл. 2.

$$\underbrace{3.0 \cdot 10 \cdot 42.2}_{\text{Фотосинтез}} - (\underbrace{0.071 \cdot 10 \cdot 18.8 + 0.029 \cdot 14 \cdot 18.8}_{\text{Дыхание ствола}}) -$$

$$- (\underbrace{0.445 \cdot 10 \cdot 28.0 + 0.133 \cdot 14 \cdot 28.0}_{\text{дыхание корней}}) - \underbrace{0.256 \cdot 14 \cdot 42.2}_{\text{дыхание листьев (ночью)}} = 917 \frac{\text{мг } CO_2}{\text{сутки}}.$$

Так же делались вычисления для всех остальных местообитаний. Результаты исследования сведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Суточный баланс органического вещества у 6-летних дубков на питомнике и под пологом леса

Сомкнутость крон	Средняя освещенность (в тыс. люкс)	Приход (фотосинтез)			Расход (дыхание)						Сумма за сутки (в мг)	Баланс за сутки (в мг)
		листья			листья [1]		стволы [2]		корни [3]			
		интенсивн. (в мг/г час)	масса (в г)	количество CO_2 (в мг)	масса (в г)	количество CO_2 (в мг)	масса (в г)	количество CO_2 (в мг)	масса (в г)	количество CO_2 (в мг)		
0.2	10.0	3.0	42.2	1260	42.2	147.0	18.8	21.0	28.0	177.0	345.0	+915.0
0.6	3.9	3.3	2.9	92	2.9	10.4	3.7	4.1	5.2	32.9	47.4	+44.6
0.7	3.0	3.3	1.7	55	1.7	6.2	2.0	2.2	2.5	15.7	24.1	+30.9
0.8	1.9	2.8	0.9	25	0.9	3.2	1.5	1.7	1.7	10.7	15.6	+9.4
0.9	1.3	2.8	0.6	17	0.6	2.1	0.9	1.0	2.1	13.2	16.3	+0.7

Как видно из последней графы табл. 3, баланс органического вещества у дубков складывается резко различно. Если на питомнике растение в сутки набирает 0.9 г CO_2 и баланс может считаться устойчиво положительным, то о дубках из-под полога этого нельзя сказать. Дубки же на участках с высокой сомкнутостью крон имеют весьма неустойчивый баланс. Если учесть, что в наших условиях в течение вегетационного сезона передки дни и даже периоды с дождливой или пасмурной погодой, когда фотосинтез осуществляется слабо, а траты на дыхание продолжаются, то становится понятной кратковременность существования подроста дуба под пологом леса.

По-видимому, предельно допустимая для существования подроста сомкнутость крон в дубняке должна быть не более 0.6—0.7. В более загущенных и темных участках леса он погибает из-за недостатка пластических веществ.

На рис. 4 показана зависимость среднесуточного привеса дубков от степени освещенности. Судя по кривой, с увеличением количества света суточный привес растений непрерывно и резко возрастает. Это резкое увеличение создается за счет двух процессов. С одной стороны, увеличивается интенсивность фотосинтеза, это дает дополнительный приток органического вещества и способствует развертыванию новых листьев. С другой стороны, эти новые листья также очень сильно увеличивают общее количество ассимилятов. Взаимно обусловливая друг друга, два эти процесса способствуют значительному накоплению органического вещества растением.

Таким образом, кривая 2 на рис. 4 отражает два процесса, происходящие в растении под влиянием увеличения освещенности. Вместе с тем она показывает, что при освещенности, меньшей 1.3 тыс. люкс, при сомкнутости крон 0.9 в описанных условиях существование подроста дуба старше 6 лет невозможно.

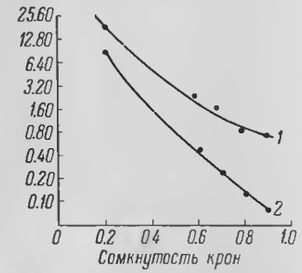


Рис. 4. Зависимость освещенности и суточного привеса дубков от сомкнутости крон материнского полога.

1 — освещенность (в тыс. люкс); 2 — суточный привес 1 растения (в сотнях мг).

Заключение

Как видно из полученных данных, степень освещенности под пологом леса в меньшей мере влияет на изменение интенсивности ассимиляции, чем на структуру самого растения. Под действием света разной силы сильно изменяется соотношение весов зеленых и незеленых частей растения. Так, если в условиях достаточной освещенности отношение веса зеленых (ассимилирующих) органов к весу (только) дышащих органов примерно равно единице, то в самых затененных участках леса оно составляет уже одну пятую, и от этого сильнейшим образом страдает баланс органического вещества. Таким образом, налицо большое формативное значение света, влияние его на прорастание листовых почек, что подтверждает давно высказанное мнение . . . . . Данкельмана (1902).

Допустимая для развития подроста дуба в наших условиях сомкнутость древесного полога и подлеска не превышает 0.7; при большем затенении дубки не прирастают. Заметное увеличение размеров и веса дубков в окнах полога дает основание считать, что для получения жизнеспособного подроста необходимы выборочно-групповые или постепенные рубки с изреживанием древостоя в первый прием до 0.6—0.5.

Литература

Данкельман . . . . . (1902). Значение света для леса. Лесной журнал, 1. — Иванов Л. А. (1941). Фотосинтез и урожай. Сб. работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева. — Иванов Л. А. (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. V тимирязевское чтение. — Карпов В. Г. (1955). О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи. Бот. журн., 3. — Карпов В. Г. (1956). О некоторых физиологических особенностях сеянцев дуба в условиях корневой конкуренции. Бот. журн., 9. — Карпов В. Г. (1957). Некоторые результаты экспериментальных исследований конкуренции в лесах степной и таежной зон европейской части СССР. Тез. докл. делегатск. съезда ВБО. Секция флоры и растительности. — Карпов В. Г. (1961). О влиянии конкуренции корней деревьев на ассимиляционную деятельность таежных трав в еловых лесах. ДАН СССР, 40. 5. — Никитин С. А. (1961). Типы леса Серебряноборского опытного лесничества. Тр. Лабор. лесовед., II, 1. — Рысин Л. П. и В. И. Шмальгаузен. (1964). О влиянии древостоя и подлеска на подрост посредством корневой конкуренции в сложных борах Подмосковья. В сб.: Стационарные биогеоценотические исследования в зоне смешанных лесов.

Лаборатория лесоведения
Академии наук СССР.
Москва.

(Получено 19 V 1964).

---

[1] Интенсивность 0.256 мг/г/час за 14 ночных часов.

[2] Интенсивность 0.071 мг/г/час за 10 дневных часов и 0.029 мг/г/час за 14 ночных часов.

[3] Интенсивность 0.445 мг/г/час за 10 дневных часов и 0.133 мг/г/час за 14 ночных часов.

УДК 582.491

И. Т. Васильченко

ПРОДОЛЖЕНИЕ ДИСКУССИИ ПО ЭФЕДРЕ *EPHEDRA* L.

Эфедра *Ephedra* L. является одним из самых замечательных представителей высших растений. Своеобразная морфология репродуктивных и вегетативных частей, интереснейшие особенности онтогенеза (в частности, ювенильной фазы), загадочность положения этого рода в системе высших растений и, наконец, все еще не разъясненный с должной степенью убедительности генезис рода — все это неизменно привлекало и привлекает внимание исследователей. К настоящему времени морфология эфедры в достаточной степени изучена, систематическое положение ее также можно считать более или менее определившимся после работ Б. М. Козо-Полянского (1950), А. Л. Тахтаджяна (1956) и других авторов. Значительно хуже обстоит дело с освещением генезиса этого

рода, истории его происхождения. Это и побудило меня опубликовать в 1950 г. работу, в которой я в предварительной форме высказал свои соображения по этому вопросу. Позже были опубликованы новые весьма интересные данные по систематике и географии видов эфедры в трудах В. А. Никитина (1957), Е. П. Коровина (1961), Р. Мэра (René Maire, 1952) и ряда других исследователей. Одновременно в мой адрес был сделан ряд критических замечаний, в особенности со стороны Эмиля Гадача (1964). Все это дает основание продолжить дискуссию, развернувшуюся, таким образом, на страницах «Ботанического журнала» и касающуюся истории происхождения эфедры.

Остановимся вначале на наших расхождениях с Э. Гадачем в оценке филогенетического значения отдельных морфобиологических особенностей видов эфедры.

Я считаю, что основной древний ствол рода *Ephedra* является более сохранившимся, более выраженным у видов секции *Pseudobaccatae* с их оригинальными мясистыми «плодами», образуемыми сросшимися чешуевидными кроющими листьями плодущих шишечек (собраний мегастробилов). Гадач считает более примитивной секцию *Alatae*, представители которой обладают сухими, несросшимися или срастающимися лишь при основании кроющими листьями. «В эволюционной морфологии принято считать, — пишет наш оппонент, — что „сросшееся“ бывает вторичным, а „несросшееся“ первичным». В общей форме это положение, конечно, правильно, однако подобные вопросы, как нам кажется, не могут решаться всегда прямолинейно и автоматически ввиду большой сложности и многообразия биологических явлений. М. Г. Попов (1940), например, приводил в свое время классический пример из области эволюции пустынных видов рода *Calligonum* L. У гаммадного джузгуна *C. calliphysa* Bunge, плоды пленчато-пузырчатые, цельные, представляющие как бы иссохшую ягоду. Дальнейшая эволюция плода джузгунов, согласно концепции Попова, привела к формированию плодов со свободными крыльями, свойственных песчано-пустынным видам джузгуна. В данном случае «сухое» и «несросшееся» (крылатые плоды) является вторичным, а сплошное ягодообразное (пузырчатое) образование является филогенетически более древним.

Э. Гадач утверждает также, что у видов секции *Alatae* (примитивной, по его мнению), как правило, пыльники (микросинангии) бывают на более или менее длинных ножках (ниточках), т. е. стебельчатыми, а у видов секции *Pseudobaccatae* (вторичной по Гадачу) они прижаты к колонке (антерофору). Однако этот признак, с нашей точки зрения, не может иметь такого филогенетического значения, какое придает ему Гадач. Дело в том, что как у видов секции *Alatae*, так и у видов секции *Pseudobaccatae* наблюдаются все переходы от пыльников, сидячих на верхушке антерофора, до пыльников бесстебельчатых. Больше того, основной областью сосредоточения видов секции *Alatae*, как известно, является юго-западная часть Северной Америки. Так вот, у большинства североамериканских видов этой секции пыльники являются сидячими или снабженными лишь очень короткими нитями, как об этом сообщает монограф североамериканских эфедр Катлер (Coutler, 1939). А обитающая здесь же *E. pedunculata* Engelm., относящаяся к секции *Pseudobaccatae*, имеет длинностебельчатые пыльники! Замечено также, что на одном и том же антерофоре часто средние пыльники бывают на нитях, а боковые — сидячие. А у таких видов (секции *Pseudobaccatae*), как *E. distachya* L., *E. intermedia* Schrenk et C. A. M. и некоторых других, антерофор то бывает слитным, то расщепленным почти до основания. Монограф рода *Ephedra* Стапф (Stapf, 1889) после тщательного анализа этой особенности у эфедр, изученной им на обширном материале, с полным основанием писал: «Daher haben auch diese Unterscheide nur einen sehr problematisches Wert für die Unterscheide der Arten. . .» (стр. 21).

Далее, Гадач считает, что примитивными формами эфедры были не мезофильные виды (как это принимаем мы), а наоборот, ксероморфные пустынные, так как в настоящее время все виды эфедры имеют, по его мнению, «ксероморфную структуру» — печать присущего эфедре крайне пустынного ксерофитизма. К сожалению, Гадач не указывает, в чем же именно он усматривает эту пустынно-ксероморфную структуру у всех видов эфедры. Если он видит это в отсутствии листьев или в членистости стеблей, — так ведь эти же особенности имеют место и у хвощей (видов р. *Equisetum*) — растений, которые никак нельзя отнести к ксерофитам. Эфедра является ксерофитом особого типа. Уже Стапф (Stapf, 1889) писал о том, что хотя эфедра считается примером яркого приспособления к существованию в крайне засушливых районах, но тем не менее это положение должно восприниматься весьма критически. Как показал Стапф (авторитетность заключений которого не вызывает сомнений), виды эфедры могут существовать только в тех экостациях, где их корни достигают грунтовых вод или постоянно увлажненных почвенных горизонтов. Позднейшие точные исследования М. П. Петрова (1933) лишь подтвердили данные Стапфа. М. П. Петров, изучая корневую систему *E. strobilacea* Bge., отнес эту эфедру к числу растений, «питающихся влагой грунтовых вод» (стр. 180). По наблюдениям И. А. Линчевского, проведенным им над *E. lomatolepis* Schrenk в Прибалхашье, эта эфедра приурочена здесь исключительно к местам с близкими грунтовыми водами. О. А. Михельсон (1951), детально изучавший биологию такого типично пустынного вида, как *E. strobilacea*, пришел к заключению, что этот вид относится к числу растений, предъявляющих «высокую требовательность» к влаге (стр. 68).

Третье возражение Гадача заключается в том, что современное распространение рода *Ephedra* в Средиземноморье почти точно совпадает с пределами палеогенового моря, что, как он пишет, едва ли может свидетельствовать о большой геологической древности эфедр, распространенных в указанной выше области. По этому вопросу необходимо сказать следующее. В настоящее время большинство палеогеографов приходит к заключению, что палеогеновое море (Тетис) никогда не образовывало сплошного водного зеркала, но изобиловало гористыми островами, более многочисленными в восточной части моря (где они занимали как в меловое, так и в третичное время едва ли не половину общей площади моря!) и менее многочисленными на западе. Сошлемся здесь на известные труды Е. В. Вульфа (1944), Д. В. Наливкина (1926 г., 1936), З. Н. Поярковой (1962 г.) и других авторов. Эти острова и могли быть районами первичной эволюции эфедры; позднее, после усыхания Тетиса, виды эфедры, естественно, могли расширить свои ареалы. Таким образом, вышеприведенное соображение Гадача является дискуссионным. Но вот другая сторона этого вопроса уже не является дискуссионной, а, как нам представляется, имеет определенное решение. Дело в том, что Гадач считает, что среднеазиатские виды эфедры, относящиеся к секции *Alatae* (как например, *E. strobilacea*, *E. lomatolepis*), представляют собою отпрыски основного, древнего ствола рода *Ephedra*. Но они-то в Средней Азии как раз и обитают на территориях геологически бесспорно молодых: в песках Прибалхашья, низменных Кара-Кумов и т. п., сформировавшихся в самом последнем отрезке геологической истории Средней Азии (о чем см. у Герасимова и Маркова, 1939; Карпова, 1960, и других исследователей). А ведь названные выше песчаные виды эфедры не являются «случайными» обитателями пустынных песков, но обнаруживают высокую степень специализации, приспособления к существованию в высшей степени специфических стациях, какими являются пустынные пески. Здесь мы находим у эфедр и способность к энергичному развитию отпрысков, и резко выраженную анемохорию у «плодов» и т. д. Да и ассоциируются эти эфедры в песках с такими псаммофитами, как виды рода *Calligonum* (относящиеся к секциям *Pterococcus*, *Pterygobasis*, *Eucalligonum*), осока песчаная *Carex physodes* M. B. и тому подобными растениями несомненно новейшего происхождения.

Э. Гадач предлагает и новую гипотезу генезиса рода *Ephedra*. По его мнению, первоначальный тип этого рода возник в условиях сухого континентального климата в Средней Азии в меловую эпоху. Отсюда в последующие геологические эпохи (вероятно, в неогене) эфедра попала в нынешнюю Средиземноморскую область и в Северную (а затем и в Южную) Америку, но не через Атлантику, а восточным путем — через Берингию. Этой гипотезой Гадача завершается серия всех возможных вариантов объяснения генезиса рода *Ephedra*, предложенных до сего времени. Наиболее ранней из этих гипотез следует считать гипотезу Попова (1927) о южноафриканском происхождении эфедры. При этом Попов считал несомненным проникновение видов эфедры в Америку через Атлантику («via occidentalis»), а никак не через восточный край Евразии. С. А. Невский (1937) считал эфедру «самобытным средиземноморским элементом» и даже рассматривал это растение как «эмблему» флоры Древнего Средиземья, не дав, впрочем, этому своему утверждению каких-либо доказательств. Е. М. Лавренко (1962) не без основания заметил, что ареал рода *Ephedra* далеко выходит за пределы области Древнего Средиземья и, стало быть, нет особых оснований в придании именно эфедре роли эмблемы древнесредиземноморской флоры.

В моей работе (1950) я пытался связать происхождение рода *Ephedra* с влажной литоральной зоной Древнего Средиземья, что, однако, вызвало справедливые (как мы считаем в настоящее время) возражения со стороны Лавренко (1962), а затем и Гадача. Далее следует отметить весьма интересные соображения, касающиеся интересующего нас вопроса, высказанные М. М. Ильиным (1946), который писал: «Не может быть никакого сомнения, что в верхнемеловое время, в которое предполагается расхождение континентов, формирование рода *Ephedra* происходило во всей области Древнего разлома земли» (т. е. от Америки до Центральной Азии и Индии). По мнению Ильина, здесь в это время (до расхождения американского и африканского континентов) была развита своеобразная флористическая область с большой ролью пустынно-ксерофильных элементов, формирование которых в этой области шло в условиях полного контакта и возможностей широких миграций. «В Средней Азии, — пишет далее Ильин (1946, 248), — данный пустынно-ксерофитный период отличается существованием рода *Ephedra*». Таким образом, эта концепция Ильина в известной своей части близка к более поздней концепции Гадача, который также считает, что возникновение рода *Ephedra* следует связывать с древними пустынями Средней Азии. Однако Е. П. Коровин (1961) в результате критического пересмотра этого вопроса пришел к совершенно иному заключению. Он считает что: 1) в Средней Азии эфедра появилась в палеогене («в первую половину третичного периода»); 2) первые представители этого рода в Средней Азии не были ксерофитами; 3) первоначальной родиной эфедры следует считать отнюдь не Средиземноморье, а Юго-Восточную Азию; 4) эфедра, по мнению Коровина, относится к дериватам тургайской лесной флоры. Таким образом, весь этот вопрос в трактовке Коровина ставится совершенно по-иному.

Итак, мы имеем к настоящему времени пять концепций генезиса рода *Ephedra*: 1) М. Г. Попова о южноафриканском происхождении эфедры; 2) С. А. Невского—И. Т. Васильченко о древнесредиземноморском происхождении эфедры; 3) Э. Гадача о среднеазиатском генезисе интересующего нас рода; 4) М. М. Ильина о формировании рода *Ephedra* на «всей территории Древнего разлома земли» с ударением на автохтонное развитие представителей рода и 5) Е. П. Коровина, согласно которой эфедра является дериватом лесной тургайской флоры, зародившемся где-то в Юго-Восточной Азии. Отметим здесь, что если принять концепцию Гадача о том, что древний тип рода *Ephedra* наиболее выражен у представителей секции *Alatae* (с сухими кроющими чешуями плодущих «шишечек»), то следует иметь в виду, что максимальное разнообразие видов этой секции (при высоком эндемизме их) сосредоточено на юго-западе Север-

ной Америки. Там же имеются и представители другой эндемичной, весьма своеобразной секции, близкой к секции *Alatae*, именно *Asarca*, с прицветниками, хотя и лишенными крыльев, но сухими, не мясистыми. При такой постановке вопроса мы вправе дискутировать и о североамериканском генезисе рода *Ephedra*. Однако, как нам представляется, ни одна из изложенных выше гипотез не дает полного и удовлетворяющего нас ответа касательно эволюции интересующего нас рода. Несомненно, что для этого требуется специальное углубленное исследование рода *Ephedra* и филогении слагающих его видов. И я остаюсь очень благодарным моему уважаемому оппоненту Эмилю Гадачу: его критические замечания к моей названной выше работе (Васильченко, 1950) побуждают меня именно к такому исследованию эфедры.

Литература

Бобров Е. Г. (1934). Эфедровые — *Ephedraceae*. Флора СССР, I. — Васильченко И. Т. (1950). Материалы по истории происхождения эфедры. Бот. журн., 3. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география растений. — Гадач Эмиль. (1964). Из истории рода *Ephedra* L. Бот. журн., 2. — Герасимов И. П. и К. К. Марков. (1939). Четвертичная геология. — Ильин М. М. (1946). Некоторые итоги изучения пустынь Средней Азии. Матер. по истории флоры и растительности СССР, 2. — Карпов М. С. (1960). Пастбищные корма песчаных пустынь южного Прибалхашья. — Козо-Полянский Б. М. (1950). О систематическом положении *Gnetaceae*. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 55. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии, I. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и северной Африки. — Михельсон О. А. (1951). К вопросу культуры борджока или хвойника шишконосного в песчаной пустыне. Изв. АН Туркм. ССР, 3. — Наливкин Д. В. (1936). Палеогеография Средней Азии. Научные итоги работ Памиро-Таджикск. эксп. АН СССР. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 4. — Никитин В. А. (1957). Хвойниковые — *Ephedraceae*. Флора Таджикской ССР, I. — Петров М. П. (1933). Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 1. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюлл. Среднеазиатск. гос. унив., 15. — Попов М. Г. (1940). Растительность Казахстана. — Пояркова З. Н. (1959). О меловых отложениях средней части бассейна р. Зеравшан. Геолог. сб., 4. — Тахтаджян А. Л. (1956). Высшие растения, I. — Coutler H. C. (1939). Monographia of the North-American species of the genus *Ephedra*. Ann. Missouri Bot. Garden, 26. — Maire René. (1957). Flore de l'Afrique du Nord, 1. — Markgraf Fr. (1926). *Ephedraceae* in Engler's Pflanzenfam., 13. — Stapf Otto. (1889). Die Arten der Gattung *Ephedra*. Denkschriften d. Akad. d. Wissenschaften, Mathem.-nat. Klasse, 56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 V 1964).

УДК 634.95 : 582.475 : 581.165

П. И. Рубцов и Е. А. Волк

О ЕСТЕСТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ ЕЛИ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) ОТВОДКАМИ

С 1 рисунком

Способность ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. возобновляться отводками общеизвестна (Сукачев, 1938; Ткаченко, 1939; Гроздов, 1952, и др.), но, как правило, она отмечается только как биологический факт. Исключение представляют указания В. Н. Сукачева (1938) и Б. А. Тихомирова (1953) о том, что на Крайнем Севере на границе леса при редком стоянии деревьев, возобновление ели отводками наблюдается как частое и закономерное явление.

Наличие массового вегетативного размножения ели отводками в горных районах, причем также вблизи верхнего предела естественных лесных насаждений, отмечается в литературе значительно чаще. В. П. Корш (1907) приводит данные о естественном возобновлении ели и пихты отводками в горах Ферганской области, где этим способом возобновляется около 25% всех ельников и пихтарников. А. Л. Щербин-Парфененко (1939) отмечает, что при возобновлении ели тяньшанской в Джунгарском Алатау 25% еловых насаждений имеют также вегетативное происхождение. В. Э. Шмидт, Г. И. Конев и Л. А. Марцинковский (1955) отмечают частые случаи естественного возобновления ели отводками в горах Талды Курганской области. Любопытно, что описываемый ими характер возобновления ели полностью совпадает с описанием Сукачева: по периферии старой ели возникает кольцом новое поколение ее отводками. В. З. Гулисашвили (1956) указывает на случаи размножения ели восточной в горах Кавказа. Д. И. Прутенский и Ю. И. Никитинский (1963) при изучении возобновления пихты Семенова и ели тяньшанской в горах Киргизии на верхней границе леса пришли к выводу, что в елово-пихтовых насаждениях Южной Киргизии семенное возобновление этих пород почти полностью заменено вегетативным.

Все перечисленные авторы, отмечая факты более или менее массового естественного возобновления ели отводками, приводят их для условий крайних границ естественного ареала ели. Кроме того, для горных условий приводимые в литературе факты относятся к другим видам ели — ели тяньшанской и ели восточной. Для обыкновенной же ели, кроме отмеченных выше указаний Сукачева и Тихомирова для районов Крайнего Севера, имеются только упоминания о способности вегетативного размножения ели, нередко с отметкой, что отводковое размножение ели в равнинных лесах средней полосы не имеет практического значения (Гроздов, 1952).

На основании отсутствия фактов массового естественного размножения ели и пихты отводками в равнинных условиях и частой встречаемости этого явления в горах, где ель и пихта имеют низкоопущенные ветви, Корш делает вывод, что «ель и пихта утратили в Европе способность размножаться вегетативно лишь под влиянием роста в сомкнутых насаждениях, где нижние ветви быстро отмирают (атрофируются)». Не считая этот вывод исчерпывающим, следует признать, что очищение от нижних ветвей бесспорно является фактором, затрудняющим отводковое размножение этих пород. Это хорошо подтверждается нижеприводимым фактом массового естественного возобновления ели отводками в еловой изгороди на линии Октябрьской железной дороги вблизи г. Пскова.

Кроме того, приводимые ниже материалы говорят о полной возможности и целесообразности искусственного возобновления ели отводками, что отмечалось уже и в литературе (Степанов, 1933; Рубцов, 1949, 1952), но до настоящего времени почти не используется в практике.

На десятом километре железной дороги Псков—Петеери, на правой стороне железнодорожного пути, на протяжении 700 м имеется трехрядная еловая изгородь с размещением в ряду через 0.7 м, посаженная в 1928 г. При ее обследовании на протяжении 100 м (от пикета 7+80 до пикета 8+80) была заложена пробная площадь со сплошным перечетом и обмером всех деревьев ели и учетом имеющихся естественных отводков ели. Общая характеристика еловой изгороди приведена в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

№ ряда	Ориентировка ряда по странам света	Количество сохранившихся деревьев	Средняя высота (в м)	Средний диаметр ствола		Диаметр крон поперек ряда (в м)	Высота до первой живой ветви	
				на высоте 10 см от почвы	на высоте груди (1.3 м)		с северной стороны (в см)	с южной стороны (в см)
1	Южный	77	6	16	13	6.0	80	50
2	Средний	43	6	14	12	2.1	220	210
3	Северный	72	6	15	13	4.1	180	190

В табл. 1 обращают на себя внимание различия в сохранности и росте ели в зависимости от их месторасположения по отношению стран света и размещения в насаждении.

Для сохранности весьма показателен очень большой отпад деревьев в среднем ряду, что бесспорно объясняется угнетением их деревьями крайних рядов, имеющими возможность более свободного роста и развития кроны и корней в стороны. Об этом свидетельствуют размеры крон в различных рядах. Так, диаметр крон у деревьев среднего ряда в два раза меньше, чем у северного, и в три раза меньше, чем у южного ряда. Диаметры крон измерялись только в направлении, перпендикулярном рядам. Изгородь очень плотная и ветви настолько переплелись, что от измерений диаметров крон деревьев вдоль ряда пришлось отказаться.

О степени плотности крон можно судить по применяемому оригинальному способу стрижки изгороди. Рабочие кладут прямо на кроны доски, по которым ходят и подстригают верхушечные побеги. Плотная крона надежно выдерживает тяжесть человека и отпадает необходимость в использовании лестницы.

В меньшей степени о более слабом росте среднего ряда говорят материалы замера диаметров стволов ели. Высоты не могут учитываться, поскольку за изгородью производился систематический уход в виде подстрижки вершин елей, поэтому высота елей во всех рядах одинакова.

В табл. 2 приведены данные учета естественных отводков ели раздельно по рядам и их краткая характеристика. В табл. 2 прежде всего обращает на себя внимание абсолютное преобладание отводков у елей южного ряда, от которых возникло 97% отводков от общего их количества на всей пробной площади. Это объясняется тем, что благодаря обилию света очищение от ветвей у елей южного ряда произошло всего на высоту 50 см (а у укоренившихся — на 28 см), ветви тонкие, имеют длину до 5 м, а иногда

и больше. В результате ежегодного придавливания снегом и собственной тяжести ветви оказываются прижатыми к почве, что создает благоприятные условия для их укоренения.

У елей северного и тем более среднего ряда из-за высокого очищения ствола и меньшей длины ветвей таких условий не создается. Отводки от елей среднего ряда образовались в местах выпада елей южного ряда (см. рисунок).

Схема укоренившихся ветвей (отводков) ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst.

1 — ряды еловой изгороди: *а* — южный ряд, *б* — средний, *в* — северный ряд; *2* — отводки ели первого порядка; *3* — отводки ели второго порядка.

Для отводков характерна саблевидная форма нижней части ствола и большой сбег в комлевой части. Последнее хорошо заметно из соотношения диаметров ствола на высоте 10 см и 1.3 м (табл. 2). При средней высоте отводков 3.1 м имеются экземпляры высотой 6 м и диаметром ствола на высоте груди до 18 см. Высота отдельных экземпляров была бы большей, но они подстригаются одновременно со стрижкой всей изгороди. Несмотря на такие большие размеры отводков связь их с материнскими деревьями сохраняется. Необходимой для жизни отводка эта связь уже не является, так как диаметр ветви, соединяющий отводок с материнским деревом, нередко составляет всего 1—2 см, а диаметр ствола отводка в месте прикрепления материнской ветви — свыше 80 см и отводок имеет хорошо развитую собственную корневую систему с диаметром скелетных корней до 10 см. Вместе с тем какой-то обмен веществ между отводком и материнской елью, видимо, существует, так как на ветви, соединяющей оба дерева, продолжают откладываться годичные слои, хотя и очень тонкие.

Из сохранившихся 77 деревьев южного ряда изгороди отводки имеются у 35, это, как правило, деревья лучшего роста, имеющие наиболее низкие нижние ветви. Количество отводков у одного дерева колеблется от 1 до 11 экз. (табл. 3).

ТАБЛИЦА 2

№ ряда	Ориентировка по странам света	Общее количество деревьев ели в ряду на 100 м изгороди	Количество деревьев ели, имеющих отводки	Общее количество отводков	Среднее число отводков от количества елей, имеющих отводки	Максимальное количество отводков от одной ели	Количество отводков второго порядка	Средняя высота отводков (в см)	Средний диаметр (в см) ствола отводка		Среднее расстояние от материнской ели до отводка (в м)
									на высоте 10 см	на высоте 1.3 м	
1	Южный	77	35	121	3.5	11	2	310	13	7	1.6
2	Средний	43	2	2	1	1	—	240	11	5	1.9
3	Северный	72	2	2	1	1	—	140	8	2	1.2

ТАБЛИЦА 3

№ ряда	Ориентировка по странам света	Общее количество деревьев, имеющих отводки	Число деревьев, имеющих отводки в количестве											Общее количество отводков
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
1	Южный	35	9	7	6	3	5	—	2	—	2	—	1	121
2	Средний	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
3	Северный	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
	Итого	39	13	7	6	3	5	—	2	—	2	—	1	125

Возраст отводков точно не установлен, так как по морфологическим признакам этого сделать нельзя, а срезка их нежелательна из-за невозможности в этом случае последующих наблюдений.

По внешним признакам возраст отводков колеблется примерно от 10 до 25 лет, причем бо́льшая часть их имеет возраст, приближающийся к верхнему пределу, т. е. преобладают «старшие» отводки. Это можно объяснить тем, что нижние ветви, которые могли укорениться, уже образовали отводки, а появление новых ветвей, могущих дать отводки, происходит медленно. Такими ветвями могут быть только новые ветви следующего порядка, образующиеся при росте нижних ветвей, так как укоренение ветвей первого порядка, расположенных выше по стволу, возможно (по мере их роста), но маловероятно. Подтверждением служит факт наличия двух молодых отводков второго порядка, т. е. отводков, возникших в результате укоренения ветвей от елей, которые сами являются отводками. Эти отводки от отводков по своему возрасту моложе всех самых молодых отводков первого порядка от деревьев, высаженных в изгородь.

Результаты проведенных исследований имеют определенное практическое значение. Они показывают, что успешное возобновление ели отводками может быть с успехом использовано при восстановлении и ремонте еловых изгородей, выращиваемых на железных и автогужевых дорогах, а также при озеленительных и других работах, когда необходимо сохранить плотность еловой изгороди на длительные сроки.

Литература

Гроздов Б. В. (1952). Дендрология : 74. — Гулисашвили В. З. (1956). Горное лесоводство : 210. — Корш В. П. (1907). О размножении ели и пихты отводками и возобновлении этих пород от пня в Наманговском лесничестве Ферганской области Туркестанского края. Лесн. журн., 8. — Прутенский Д. И. и Ю. И. Никитинский. (1963). Вегетативное размножение пихты Семенова и ели тяньшанской в Киргизии. — Рубцов Н. И. (1952). О размножении ели отводками. Бот. журн., 5. — Степанов Н. Н. (1933). Снегозащитные насаждения и питомники на железных дорогах, их устройство и содержание : 95. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология : 103. — Тихомиров Б. А. (1953). Безлесие тундры и его преодоление. Бот. журн., 4. — Ткачепко М. Е. (1939). Общее лесоводство : 288. — Шмидт В. Э., Г. И. Конев и Л. А. Марцинковский. (1955). Вегетативное размножение хвойных пород в горных лесах Талды-Курганской области. Агробиология, 2 : 138. — Щербин-Парфененко А. Л. (1939). О гнили тяньшанской ели. Лесное хозяйство, 4 : 77.

Ленинградская
лесотехническая академия
им. С. М. Кирова.

(Получено 2 II 1965).

УДК 580.032 : 581.162

О. Б. Моткалюк

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ВОДЫ В ПОЧВЕ В КРИТИЧЕСКИЙ ПЕРИОД НА ФОРМИРОВАНИЕ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА ЯЧМЕНЯ

С 6 рисунками

В ряде районов нашей страны периодически наблюдаются большие потери урожая сельскохозяйственных растений, в частности яровых хлебных злаков, от почвенной засухи. Установлено, что наибольший недобор зерна у яровых хлебных злаков наблюдается при почвенной засухе в период «трубкование—колошение», т. е. перед цветением. Этот период был назван в свое время критическим к недостатку влаги в почве. Его границы — от формирования материнских клеток пыльцы до оплодотворения включительно, были установлены для яровых хлебных злаков Ф. Д. Сказкиным и его сотрудниками (Сказкин, 1961). При засухе в критический период происходит сильное повреждение пыльцы (Аникиев и Горощенко, 1956; Завадская, 1959; Аникиев, 1963, и др.). Есть указания о повреждении у злаков в этих условиях и женских репродуктивных органов. Так, К. Л. Лукомская (1963) наблюдала у овса под действием засухи зарастание зародышевых мешков, которое она объяснила недостатком питательных веществ в колосе.

В наших опытах изучалось формирование женского гаметофита ячменя 'Винер' как в норме, так и в условиях засухи. Работа проводилась в 1960—1963 гг. Почвенная засуха создавалась прекращением полива растений, находившихся в вегетационных сосудах.

Контрольные растения выращивались при 70% влажности почвы от ее полной влагоемкости, а опытные не получали полива в течение критического периода и находились в это время при мертвом запасе влаги в почве. Колоски из средней части колоса контрольных и опытных растений фиксировались целиком одновременно в хромацетоформоле 2—3 раза в день. Проводка производилась через хлороформ-парафин, окраска — гематоксилином по Гейденгайну.

Как показали цитологические исследования, мейозис в пыльниках и семяпочках проходил во всех вариантах опыта в течение 3—4 дней, вначале синхронно до диад, а затем, в период второго мейотического деления, с некоторым опережением микроспорогенеза, так что тетрадам в семяпочке соответствовали одноядерные микроспоры в пыльниках.

Из халазальной макроспоры линейной тетрады формировался обычный для большинства покрытосемянных 8-ядерный зародышевый мешок, а на 9—11-й день после начала редукционного деления у контрольных растений наблюдались картины оплодотворения.

В опытных вариантах имела место некоторая растянутость в ходе макроспорогенеза и формирования женского гаметофита по сравнению с контрольными. Особых отклонений в этих процессах при недостатке воды в почве мы не обнаружили при просмотре около 1500 семяпочек.

В 1962 г. был поставлен опыт с более продолжительной засухой. Растения не получали воды в течение 40 дней с середины III стадии, т. е. с начала формирования материнских клеток пыльцы (Новиков, 1953 г., по Сказкину, 1961). Часть сосудов с растениями этого варианта была полита после 24 дней засухи (в период цветения контроля) до 60% и до 10% от полной влагоемкости почвы. В этих опытах проявились 2 различных типа повреждений женского гаметофита.

Первый тип повреждений — деформация клеток зародышевого мешка и окружающих тканей семяпочки и завязи, проявившаяся в перекрашивании их гематоксилином. Трудность дифференцировки тканей при засухе отмечали и раньше (Аникиев и Горощенко, 1956; Завадская, 1959; Лукомская, 1963). Мы сократили время пребывания препаратов в краске до двух часов и тем не менее деформированные участки тканей не удавалось дифференцировать, даже когда препараты оставались в квасцах на ночь и наблюдалось полное обесцвечивание окружающих клеток. Этот вид повреждений особенно сильно проявился у неполитых растений. В более слабой степени такие повреждения наблюдались в вариантах, где опытные растения были политы к моменту цветения. У них имела место деформация клеток лишь в микропилярном и плацепто-халазальном участках семяпочки (рис. 1, табл. 1).

Возможно, что повреждение при засухе в первую очередь именно этих участков происходит вследствие накопления в них неиспользуемых продуктов обмена, поскольку, согласно данным ряда авторов, именно в этих тканях обнаруживается высокая концентрация белков, нуклеиновых кислот, различных метаболитов и окислительных ферментов (Цингер, 1958).

При дальнейшем повреждении имело место разрушение всех клеток, непосредственно окружающих зародышевый мешок, а также частичная, а затем и полная дегенерация элементов внутри его полости (рис. 2). Такое, более сильное повреждение I типа, оказалось типичным для растений, неполитых к моменту цветения (табл. 1). Окрашивание железным гематоксилином не дает возможности судить о характере наблюдаемых повреждений. Более подробную оценку их с помощью других красителей и цитохимических реакций мы ставим своей дальнейшей задачей.

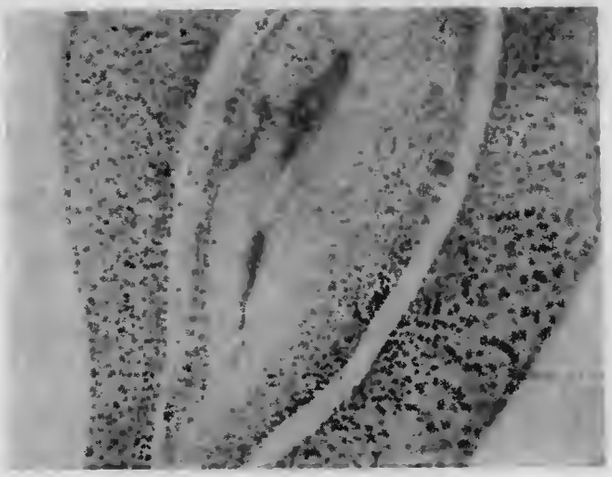


Рис. 3. Зарастание полости зародышевого мешка клетками нуцеллуса, элементы зародышевого мешка деформированы; в условиях полива до 10% влажности почвы после засухи. Увел. 135.

Рис. 2. Полное разрушение элементов зародышевого мешка в условиях полной засухи без полива. Увел. 300.

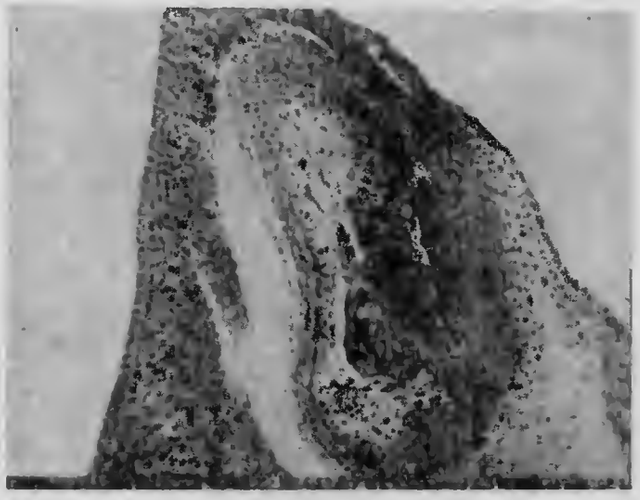


Рис. 1. Повреждение клеток семяпочки в халазальном ее участке. Полив до 10% влажности почвы после засухи. Увел. 300.

ТАБЛИЦА 1

Состояние зрелых зародышей мешков ячменя 'Винер' при различной влажности почвы

Вариант опыта	Всего обследовано зародышевых мешков	Из них							
		норма	повреждение I типа — деформация элементов зародышевого мешка и тканей завязи степени повреждения				повреждение II типа — отсутствие или нарушение оплодотворения		полное отмирание завязи
			I	Ia	II	III	зарастание зародышевого мешка клетками нуцеллуса	спадение полости зародышевого мешка	
Контроль	88	81	7	—	—	—	—	—	—
Неполитое, засуха	101	9	7	9	32	20	8	4	12
Засуха, полито до 60%	72	9	21	3	0.0	2	15	14	8
Засуха, полито до 10%	75	16	19	5	4	6	9	16	0
Засуха, на световой стадии	8	8	—	—	—	—	—	—	—
Засуха — 30% влажности за весь период	24	22	1	1	—	—	—	—	—

Примечание. *Повреждение I типа слабое: I* — только в клетках микропилярного участка семяпочки и завязи; *Ia* — только в области плаценто-халазального участка тканей семяпочки; *Повреждение I типа сильное: II* — внутри зародышевого мешка и вокруг него на серии срезов с частичной деформацией его элементов; *III* — полная дегенерация всех элементов зародышевого мешка с сильной адсорбцией ими краски.

Второй тип повреждений зародышевых мешков чаще наблюдался у растений, политых к моменту цветения до оптимального увлажнения. У них во многих случаях имело место оплодотворение. Об этом мы судили по состоянию элементов зародышевого мешка: яйцеклетка увеличивалась в размерах, крупная вакуоль у нее исчезала, плазма была мелко вакуолизирована. В ее ядре, так же как и в центральных ядрах, появлялся целый ряд светлых и темных включений, происходило помутнение синергид. Однако, несмотря на признаки произошедшего, по-видимому, оплодотворения, ни зародыш, ни эндосперм не развивались. Вместо этого имело место зарастание зародышевых мешков клетками нуцеллуса. Содержимое их постепенно разрушалось. Наблюдался или почти полностью заросший зародышевый мешок (рис. 3) или спадение его полости с отслоением от интегументов и стенок завязи (рис. 4). В последнем случае нуцеллус, по-видимому, был потреблен в ходе начавшегося, но не законченного развития. Зарастание и спадение полости зародышевых мешков чаще имело место у политых растений (табл. 1). Очевидно, у них усиливался приток к колосу питательных веществ, которые вследствие нежизнеспособности половых элементов реализовались в разрастании соматических тканей. Неразвившаяся завязь полностью отмирала (рис. 5), что скорее всего могло иметь место в результате повреждений I типа. Мы предположили, что зарастание зародышевых мешков в наших опытах связано с нарушением или отсутствием процесса оплодотворения при засухе вследствие пониженной фертильности пыльцы. При подсчете процента жизнеспособности пыльцы по методу В. С. Шардакова (1940) мы обнаружили, что у политых растений было больше живой пыльцы и пыльцы с пониженной жизнеспособностью и меньше мертвой, чем у неполитых (табл. 2). Это может свидетельствовать о некоторой обратимости повреждений пыльцы под действием полива и о том, что они наступают лишь в самом конце развития растений, в период цветения. У пыльцы при засухе имеют место повреждения, аналогичные I типу повреждений зародышевых мешков и семяпочек. Свежесобранная пыльца на засухе, как указывают Аникиев и Горощенко (1956), почти не отличается от контрольной, она только несколько мельче; у фиксированной же наблюдается отставание плазмы от стенок и сильная адсорбция ею краски еще в тетрадах. Можно предположить, что повреждение, незаметное прижизненно, проявляется в деформации плазмы под действием фиксатора по сравнению с контролем (авторы фиксировали по Карнуа), что проявилось в перекрашивании пыльцы гематоксилином. Повреждение плазмы, хорошо заметное на постоянных препаратах, может, по нашему мнению, отчасти объяснить снижение фертильности пыльцы при засухе, поскольку нарушений в мейозе, по данным В. В. Аникиева (1963), сравнительно немного.

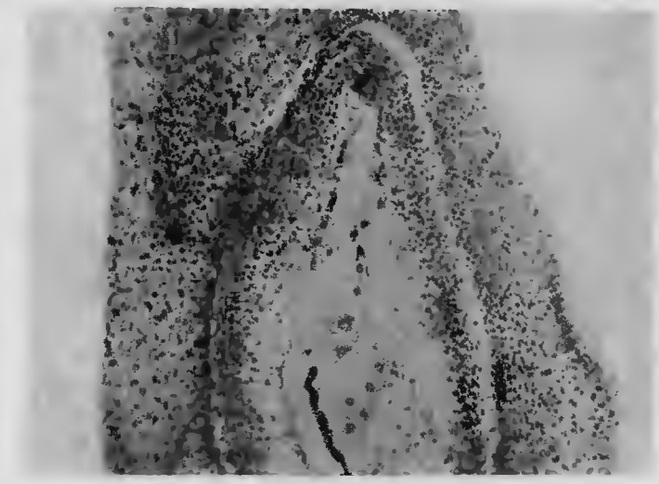


Рис. 6. Нормальное формирование зародыша и эндосперма при опылении растений, переносящих засуху, фертильной пыльцой. Полив до 60% влажности почвы после засухи. Увел. 300.

Рис. 5. Полное отмирание семяпочки и завязи в условиях полной засухи. Увел. 300.

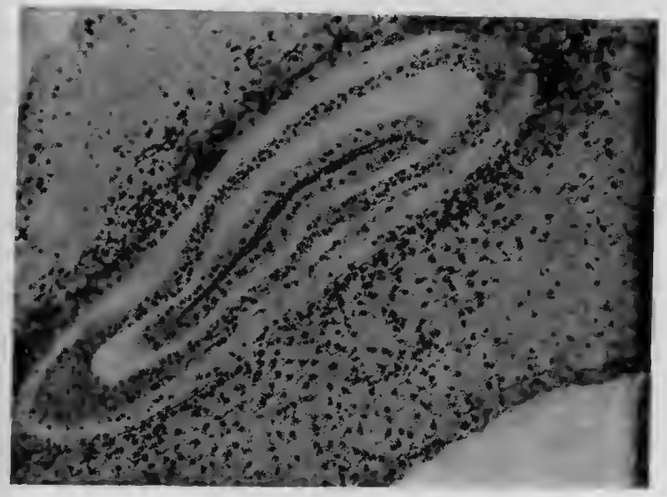


Рис. 4. Сокращение полости зародышевого мешка с отслоением его от внешнего интегумента и стенок завязи. Полив до 10% влажности почвы после засухи. Увел. 135.

ТАБЛИЦА 2

Количество жизнеспособной пыльцы (в %) у ячменя при различном режиме влажности почвы

Вариант опыта	Живая пыльца	Пыльца с пониженной жизнеспособностью	Мертвая пыльца
Контроль	85	—	15
Неполитые растения (без полива 23 дня)	0.4	21.6	78
Растения, политые после 24-дневной засухи до 60% влажности	16.3	42.3	41.4

В 1963 г. мы поставили опыт по опылению растений, подвергавшихся действию засухи, фертильной пыльцой. Из 147 опыленных цветков 50% завязали зерновки (против 5—10% при самоопылении). При просмотре остальных завязей в них большей частью обнаруживались признаки оплодотворения, а в некоторых — зародыш и эндосперм (рис. 6). У кастрированных и оставленных без опыления в изоляторах контрольных растений на оптимальном водоснабжении было обнаружено зарастание зародышевых мешков, что еще раз доказывало связь этого явления с отсутствием нормальной пыльцы.

Судя по литературе, зарастание зародышевых мешков обычно имеет место, когда оплодотворения не происходит или образующийся зародыш нежизнеспособен. Случай гипертрофии соматических тканей, когда отсутствие зародыша маскировалось нормальной величиной плодов, был описан еще в 1893 г. (Навашин, 1951) при повреждении пыльцы березы и ольхи весенними заморозками. Подобное явление было названо Бринком и Купером (Cooper a. Brink, 1940) соматопластической стерильностью. Авторы трактовали его как результат «конкуренции» за питательные вещества, в которой развитие получают те ткани завязи, которые более жизнеспособны. Чаще всего при явлении соматопластической стерильности разрастаются ткани, непосредственно окружающие зародышевый мешок (у сложноцветных — эндотелий, у злаков — нуцеллус). При зарастании зародышевых мешков пыльца, как правило, оказывается поврежденной (например, в наших опытах — под действием засухи; в случае, описанном Навашиным, — заморозками). Иногда зарастание наблюдается при полном отсутствии пыльцы, например в махровых цветках (Тутаюк, 1952). Оно может происходить не только под влиянием повреждающих воздействий, но также, например, при отдаленной гибридизации и инцухте перекрестников (Поддубная-Арнольди, 1939; Модилевский, 1950; Ключарева, 1955; Савченко, 1960; Банникова, 1963, и др.). Бесплодие — недостаток многих возделываемых растений. Изучить условия, необходимые для благополучного завершения репродуктивных процессов — задача многих исследований. Известна большая устойчивость женского гаметофита к повреждающим воздействиям. Это, по нашему мнению, может быть отчасти объяснено тем, что именно женская воспроизводительная система часто бывает способна к дальнейшему самостоятельному развитию. Даже у хлебных злаков, у которых не удается искусственно вызвать партенокарпию, в неблагоприятные годы наблюдается большой процент беззародышевых семян. Это явление естественной партенокарпии вызвано скорее всего повреждением пыльцы, судя по многолетним данным сотрудников нашей лаборатории, изучавших действие на яровые хлебные злаки засухи и затопления (Александрова, 1963; Аникиев, 1963, и др.). Вероятно, и бесплодие многих других растений в благоприятные годы связано также в первую очередь с повреждением пыльцы, что легко установить, определив ее жизнеспособность в момент цветения. В таком случае в борьбе с этим явлением можно попытаться пойти путем, указанным самой природой — стимулировать партенокарпическое образование плодов, например, с помощью ростовых веществ.

Выводы

1. При почвенной засухе в критический период макроспорогенез и формирование женского гаметофита ячменя происходит без особых отклонений от нормы.

2. Повреждение сформированных зародышевых мешков и окружающих тканей семяпочки имеет место лишь при наиболее продолжительной засухе, когда растения совсем не получают воды с середины III стадии (трубкование—колошение) до конца развития.

3. У растений, испытывавших почвенную засуху с середины III стадии, но политых в момент цветения контроля, отсутствуют сильные повреждения женского гаметофита; однако вследствие пониженной фертильности пыльцы зародыш и эндосперм не развиваются и происходит зарастание зародышевых мешков клетками нуцеллуса.

4. Таким образом, повреждение пыльцы при почвенной засухе в критический период является основной причиной резкого падения урожая зерна за счет чрезззерницы и пустоколосья.

5. Повреждение мужского гаметофита при неблагоприятных погодных условиях вызывает, по-видимому, бесплодие многих других сельскохозяйственных растений, что и следует учесть при борьбе с этим явлением.

Литература

Александрова А. З. (1963). Влияние избыточного увлажнения почвы на микроспорогенез и некоторые физиологические процессы ячменя. В кн.: Физиологические основы устойчивости растений к недостаточному и избыточному увлажнению почвы. — Аникиев В. В. (1963). К биологии критического периода у растений к недостаточному водоснабжению. В сб.: Физиологические основы устойчивости растений к недостаточному и избыточному увлажнению почвы. — Аникиев В. В. и Е. Н. Горощенко. (1956). Действие недостаточного увлажнения почвы в световую стадию на последующее развитие и стерильность пыльцы у ячменя. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. Герцена, 109. — Банникова В. П. (1963). Цитоэмбриология отдаленных гибридов; эмбриогенез при скрещивании твердой пшеницы и ржи. Укр. бот. журн., 20, 1. — Завадская И. Г. (1959). О причинах возникновения стерильной пыльцы у ячменя при недостатке воды в почве и о некоторых возможностях их устранения. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. Герцена, 192. — Ключарева М. В. (1955). Цитологическое исследование случаев возникновения форм с материнской наследственностью при межвидовых скрещиваниях у злаков. ИАН СССР, биол., 6. — Лукомская К. Л. (1963). Действие недостатка воды в почве на развитие женского гаметофита у некоторых яровых хлебных злаков. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. Герцена, 249. — Модилевский Я. С. (1950). Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша семени и плода. Изв. АН СССР, биол., 2. — Навашин С. Г. (1951). Избранные труды. I. — Поддубная-Арнольди В. А. (1939). Развитие пыльцы и зародышевого мешка у межвидовых гибридов в роде *Taraxacum*. ДАН СССР, XXIV, 4. — Савченко М. И. (1960). Аномалии в строении семяпочек покрытосеменных. ДАН, 130, 1. — Сказкин Ф. Д. (1961). Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. XXI Тимиряз. чтение. — Тутаюк В. Х. (1952). Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VII, 3. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Шардаков В. С. (1940). Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы. ДАН СССР, 26, 3. — Cooper D. C., R. A Brink. (1940). Somatoplastic sterility as a cause of seed failure after interspecific hybridisation. Genetics 25, 6.

Ленинградский педагогический институт имени А. И. Герцена.

(Получено 27 XI 1964).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92

ВИКТОР БОРИСОВИЧ СОЧАВА

К 60-летию со дня рождения

20 июня 1965 г. исполняется 60 лет со дня рождения и 40 лет научной деятельности Виктора Борисовича Сочавы.

В. Б. известен как выдающийся натуралист и географ широкого профиля. Его работы посвящены разнообразным вопросам ботанической географии, геоботаники, флористики, систематики растений, палеогеографии, физической географии и ландшафтоведения. В. Б. — ученый редкой эрудиции, замечательной широты и глубины мышления, страстной убежденности в отстаивании научных истин, пропагандист всего нового и прогрессивного в науке. Благодаря своей исключительной работоспособности В. Б. сумел создать большое количество глубоких, ярких и оригинальных произведений. Его труды являются гордостью отечественной науки и составляют заметный вклад в мировую сокровищницу научной мысли.

В. Б. — блестящий организатор творческих коллективов, ученый энтузиаст, очень близко принимающий к сердцу судьбы нашей науки. Он известен всем и как неутомимый путешественник, ценитель красоты и романтики в природе и вместе с тем глубокий ее исследователь.

Творческий путь В. Б. — достойный пример для всех его многочисленных учеников и последователей, и в особенности для молодых ученых. Имя В. Б. неотделимо от молодежи, любимым и заслуженным руководителем которой он может считаться по праву.

В. Б. Сочава родился 20 июня 1905 г. в Петербурге. Высшее образование он получил в Ленинградском сельскохозяйственном институте.

Научная деятельность В. Б. Сочавы началась под руководством В. Н. Сукачева еще в студенческие годы на Княжедворском луговом стационаре и была посвящена экспериментальному изучению растительных сообществ.

Уже в начале творческого пути у В. Б. определяется интерес к познанию географических закономерностей растительного покрова нашей страны. Вся его последующая научная деятельность связана с многочисленными экспедиционными исследованиями.

В 1926—1928 гг. В. Б. принимал участие в работах Северо-Уральской экспедиции АН СССР и Уралплана, где под руководством Б. Н. Городкова занимался фитоценологическим и географическим изучением лесов Приполярного и Северного Урала.

Последующие (1929—1936) годы В. Б. посвятил изучению растительности тундр северо-востока страны (бассейны рр. Пенжины, Анабары, Анадыря) и гольцов Восточной Сибири и Дальнего Востока. Эти работы, проводившиеся камчатскими производственными организациями и Институтом оленеводства (позднее отделом оленеводства Арктического института), ставили своей целью инвентаризацию оленьих пастбищ. В эти же годы (1931—1934) он провел полевые исследования в составе экспедиции СОПС АН СССР в районах Приамурья и Приморья, где посетил хребты Буреинский, Баджальский, Дуссе-Алинь и северный Сихотэ-Алинь. На основе собранных материалов в дальнейшем им была опубликована серия оригинальных работ, освещающих вопросы происхождения и возраста высокогорной флоры, генезиса флоры и растительности ландшафтов Приморья и Приамурья и другие. Выдвинутые в этих работах научные идеи легли в основу его докторской диссертации.

В 1938 г. В. Б. участвовал в работе Лабинской экспедиции Гипролестранса, позднее он посетил Холзунский хребет в Западном Алтае (1939), а в 1944 г. южную часть среднего Урала.

Дальнейшая научная деятельность В. Б. связана с Отделом геоботаники Ботанического института АН СССР (сокращенно БИН АН СССР). В первые послевоенные годы (1945—1948). В. Б. возглавлял Геоботанический отряд Кавказской комплексной экспедиции СОПС АН СССР, в задачу которого входило выявление основных ботанико-географических закономерностей на северном склоне Большого Кавказа, а также изучение лесов, пастбищ и сенокосов в целях их рационального использования. Серия научных статей этого периода посвящена буковым лесам Кавказа.

ВИКТОР БОРИСОВИЧ СОЧАВА

По правительственному заданию в 1949—1953 гг. В. Б. организовал работу по изысканию чаепригодных земель и продвижению культуры чая в районы Молдавии и Закавказья. Наряду с решением практических задач он продолжал интересоваться вопросами географии и генезиса буковых лесов.

В эти же годы много творческих сил и энергии В. Б. затратил на развитие геоботанической картографии как особого научного направления ботанической географии. Наиболее значительным картографическим произведением явилась «Геоботаническая карта СССР» м. 1 : 4 000 000 и пояснительный текст к ней, в которых В. Б. вместе с Е. М. Лавренко принимал непосредственное участие как автор, редактор, организатор и вдохновитель большого творческого коллектива. С 1950 г. он возглавил сектор (а затем лабораторию) географии и картографии растительности БИН АН СССР, которая под его руководством разрабатывала теоретические и методические вопросы геоботанического картирования.

Летом 1956 г. В. Б. совершил поездку на Оленекско-Вилюйское плато (бассейн р. Далдын), где в это время проводились комплексные исследования с целью поисков месторождений алмазов. Итогом этой поездки явилась статья «Тайга на северо-востоке Средне-Сибирского плоскогорья» (см. «Список опубликованных работ», 203).

Новое направление в научной деятельности В. Б. — изучение биокомплексов — было развернуто им при изучении природы бассейна Амура (1956—1961 гг.). В Амурской комплексной экспедиции СОПС АН СССР он объединил усилия различных специалистов (ботаников, зоологов, почвоведов, геоморфологов, климатологов и др.) для изучения и картирования сложных биологических комплексов — биомов амурской тайги. В задачу этой экспедиции входило также создание серии карт природы всего бассейна Амура. Под руководством В. Б. были составлены геоботанические карты (различного масштаба) отдельных районов и обзорная карта растительности бассейна Амура.

В 1958 г. Виктор Борисович был избран членом-корреспондентом АН СССР. С 1959 г. он стал директором организованного им Института географии Сибири и Дальнего Востока Сибирского отделения АН СССР (г. Иркутск). За короткий срок В. Б. сумел создать и сплотить большой творческий коллектив, который успешно разрабатывает многие направления географической науки. Им организованы в разных зонах стационары, на которых ведется комплексное исследование природы с применением новых, в том числе и количественных методов. Особое внимание В. Б. уделяет проблеме комплексного изучения, картирования и освоения тайги и степей Сибири.

Правительство СССР оценило заслуги В. Б. в развитии советской науки и наградило его орденом Ленина и медалями.

Широки и разнообразны интересы В. Б. в области геоботаники и географии. Первые его работы отличаются большой глубиной региональных геоботанических описаний, постановкой интересных теоретических проблем и отчетливой практической целенаправленностью. Особое внимание в этот период он уделил изучению причин безлесия тундр и гольцового пояса гор умеренных широт (14). В. Б. считает, что в основе безлесия этих территорий лежат различные причины. На Крайнем Севере комплекс климатических факторов неблагоприятен для прорастания семян и развития всходов, но допускает существование взрослых деревьев. На гольцах общая «жесткость погоды» (сочетание низких температур воздуха и сильных ветров) препятствует росту деревьев. Перу В. Б. принадлежит методическое руководство для геоботанических исследований в тундре (31).

Очень ценны ранние высказывания В. Б. о часто наблюдаемом в природе отсутствии резких границ между ассоциациями, образующими определенные ряды (3). В настоящее время он вернулся к этому вопросу и на основе современного уровня знаний и новейших методов исследования развивает учение о континууме, в первую очередь в связи с задачами геоботанической картографии [1].

Уже в некоторых более ранних работах В. Б. (9, 12, 21, 26, 44) были выдвинуты теоретические положения о происхождении и возрасте флоры и растительности, о генетическом принципе классификации растительных сообществ, о вопросах геоботанического районирования, получившие развитие в его дальнейших трудах.

Вопросы флорогенеза и филоценогенеза наиболее полно были разработаны В. Б. при исследовании растительности Приамурья и Приморья (90, 97, 104, 105, 112). Глубокий анализ географического распространения компонентов маньчжурской флоры, изучение экологии и ценотического значения реликтов, сопоставление развития растительности с палеогеографией и историей формирования ландшафтов, а также применение других оригинальных ботанико-географических методов позволили В. Б. вскрыть закономерности флоро- и филоценогенеза растительности Маньчжурской флористической области, сравнительно мало изменившейся за четвертичный период. В отличие от существующих представлений В. Б. рассматривает историю отдельных видов (флорогенез) в неразрывной связи с развитием растительности (филоценогенез), поскольку оба процесса идут совместно и одновременно.

Не менее интересные исследования генезиса флоры и растительности проведены В. Б. на Кавказе. Они позволили ему сделать заключение о возникновении буковых

---

[1] Современные задачи картографии растительности в крупном масштабе. В кн.: Геоботаническое картографирование. 1965. М.—Л. 1965.

лесов в четвертичном периоде, вопреки распространенному предположению об их третичном возрасте (131).

Используя данные по флоро- и филоценогенезу Маньчжурской флористической области, В. Б. создает генетическую классификацию растительности. В те годы (90, 104,112) он считал, что только генетическая классификация может быть естественной. Позднее (203, 244) В. Б. склонен ставить вопрос не о генетических классификациях, а «. . . о генетическом критерии оценки экологических и структурных особенностей растительного покрова в связи с их классификацией» (250 : 12). Рассматривая критерии выделения таксономических единиц разного ранга с точки зрения их филоценогенетического значения, В. Б. обосновывает возникшую в значительно более ранних его исследованиях (3, 14) мысль о необходимости введения новой таксономической категории — фратрии формаций.

Фратрии формаций объединяют классы формаций, родственные филоценогенетически, но часто отличающиеся физиономически. Необходимость введения такого рода регионально-типологической категории В. Б. видит в том, что развитие растительности неразрывно связано с эволюцией всего физико-географического комплекса, что и выражается в географической локализации фратрий. В более поздних работах (203, 244) В. Б. уточняет, расширяет, конкретизирует содержание понятий «тип растительности» и «фратрия формаций». Как отмечает В. Б., «Компонентам сообщества — эдификаторам, доминантам, характерным видам присущи специфические экологические связи и определенные фитоценотические отношения лишь в рамках фратрий формаций» (203 : 44). Таким образом, введение в систему классификационных единиц растительного покрова фратрий формаций дает возможность при выделении низших таксономических подразделений использовать только структурные особенности сообществ.

В отличие от большинства авторов В. Б. подходит к выделению типов растительности с генетических позиций, объединяя в один тип сообщества с господством различных биоморф. Развивая и дальше эту концепцию, В. Б. разработал классификацию высших таксономических единиц (системы типов растительности, типы растительности, фратрии формаций) для растительности всего земного шара. Она положена в основу легенд карт материков и карты растительности земного шара в «Физико-географическом атласе мира» (300).

В. Б. подчеркивает значение единой естественной системы растительного покрова, которая должна отражать исторически сложившиеся особенности растительности в их связи с современной географической средой. По его мнению, классификацию растительного покрова в целом нельзя строить на одной группе признаков. Единая (охватывающая всю фитосферу) классификация растительности должна быть многоступенчатой и многомерной.

При выделении таксономических единиц разного ранга В. Б. рекомендует учитывать различные критерии, «. . . исходя из того ведущего начала, которое определило развитие соответствующей таксономической категории» (244 : 13). В. Б. неоднократно ставил под сомнение целесообразность единого подхода при выделении формаций по общности доминанта, особенно в тех случаях, когда он имеет широкую экологическую амплитуду.

Большой заслугой В. Б. является учет динамических тенденций в растительном покрове применительно к вопросам классификации. Считая субординационную систему коренных растительных сообществ основной, В. Б. предлагает при классификации длительнопроизводных, кратковременнопроизводных и серийных сообществ исходить из их динамических связей.

В последние годы в связи с широкой постановкой комплексных исследований В. Б. все большее внимание уделяет вопросам классификации ландшафтных единиц, и в частности фаций. В этой связи интересны его соображения о соотношениях между геоботанической и ландшафтной классификациями.

Виктор Борисович внес большой вклад в изучение флоры многих отдаленных, малопосещаемых и труднодоступных районов нашей Родины. В Гербарии БИН АН СССР хранятся лично им собранные и обработанные ценные коллекции. Обращая внимание как геоботаник в первую очередь на изучение растительного покрова, В. Б. всегда очень внимательно относится к изучению флоры и сбору гербария. Не будучи специалистом систематиком, В. Б. на основании своих личных наблюдений за морфологией, экологией и географией видов в поле, а также критического просмотра гербарного материала создал серию ценных статей по систематике отдельных видов и родов (6, 7, 12, 55, 56, 122). Много нового он также внес в изучение ареалов и историю флоры северных и восточных районов СССР (9, 12, 39, 89, 99).

Среди разнообразных научных интересов В. Б. особое место занимает геоботаническая картография. В развитии этой отрасли науки он сыграл и продолжает играть исключительную роль. Вопросами геоботанического картографирования В. Б. начал заниматься в конце 40-х годов, когда совместно с Е. М. Лавренко он руководил работой по созданию «Карты растительности европейской части СССР» м. 1 : 2 500 000 и пояснительного текста к ней (144, 307). За короткое время он не только возглавил работы по геоботаническому картированию в БИН АН СССР, но стал признанным руководителем советских геоботаников-картографов. Благодаря его неистощимой энергии, организаторскому таланту, постоянно бьющей ключом творческой мысли, колоссальной эрудиции отечественная геоботаническая картография за какие-нибудь 15 лет достигла значительных успехов и вышла на широкую международную арену.

В. Б. разработал основные теоретические положения геоботанической картографии и определил пути ее развития. Согласно В. Б., основным принципом построения геоботанических карт является показ размещения в пространстве подразделений растительного покрова разных таксономических рангов в их неразрывной связи с компонентами ландшафта и историей развития растительного покрова. Легенды карт при этом должны строиться на основе классификации растительности, учитывающей фитоценотические, экологические и географические признаки. О связях между картографией и классификацией растительности не раз писал В. Б. (165, 178).

Продолжая традиции отечественной картографии, связанные с именем Н. И. Кузнецова, В. Б. особое внимание уделяет отображению динамических явлений в растительном покрове. Он подчеркивает необходимость различать динамические состояния растительных сообществ (коренные, длительно- и кратковременнопроизводные, а также серийные сообщества) и по-разному показывать их в легендах и на картах. Детальность изображения динамических тенденций определяется масштабом карты.

На «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000 наряду с коренными формациями были выделены некоторые длительно- и кратковременнопроизводные сообщества и сельскохозяйственные земли. Наиболее последовательно динамический принцип выдержан на созданной под руководством В. Б. карте растительности бассейна Амура (225, 251). На ней впервые в мелком масштабе удалось показать связь длительно- и кратковременнопроизводных сообществ с коренными, а также ряды развития растительности пойм. При крупномасштабном картировании В. Б. рекомендует отражать на картах и в легендах серийные ряды спонтанной растительности и ряды трансформации антропогенных сообществ (256, 277). Совмещенное отражение на картах статического и динамического состояний растительного покрова он считает необходимым для прогнозирования тех изменений в нем, которые предстоят в будущем.

Развитию геоботанической картографии в нашей стране способствовала разработанная В. Б. классификация карт по масштабам (210, 256), широко вошедшая в практику геоботаников-картографов. Выделенные им категории карт (детальные и обобщенные крупномасштабные, среднемасштабные, формационные и обзорные мелкомасштабные) позволяют дифференцированно подойти к разработке их научного содержания и методик составления, а также определить их практическое назначение.

В. Б. делит геоботанические карты на универсальные и специализированные. Современные универсальные карты содержат разнообразную информацию о растительном покрове и отличаются большой сложностью. Специализированные же геоботанические карты создаются на основе универсальных и характеризуют лишь показатели, необходимые для определенных отраслей народного хозяйства.

Большое внимание В. Б. уделяет поискам новых средств показа растительности на картах. Предложенная им красочная шкала подчеркивает структурные признаки растительных формаций, экологический потенциал их местообитаний и закономерности распространения. Он призывает (165, 239, 256) унифицировать цветовые обозначения для определенных подразделений растительности, в первую очередь на мелкомасштабных картах. Под руководством В. Б. разработана шкала для карт растительности мира и материков, примененная в «Физико-географическом атласе мира».

В настоящее время, в связи с развитием работ по комплексному картографированию, В. Б. обосновывает роль геоботанических карт в серии карт природы и раскрывает пути совершенствования геоботанических карт на основе глубокого анализа и синтеза карт всех компонентов ландшафта.

В научной деятельности В. Б. видное место занимают проблемы геоботанического и природного районирований. Этим вопросам посвящено немало ярких страниц, полных оригинальных мыслей. В качестве основных принципов геоботанического районирования он выдвигает (152) генетический подход при выделении категорий районирования и неразрывную связь геоботанического районирования с комплексным природным. В зависимости от целей и масштабов В. Б. подразделяет районирование на три порядка: 1) поясов, областей, зон; 2) подзон, провинций, подпровинций; 3) округов и районов. При этом он подчеркивает, что критерии выделения единиц разных рангов могут быть неодинаковыми в разных зонах и регионах. В. Б. принадлежит к числу ученых, выдвинувших основным критерием при районировании горных стран — типологию вертикальной поясности.

Развивая мысль о неразрывной связи геоботанического и природного районирований, В. Б. в более поздних работах (170, 260, 263) приходит к выводу, что наиболее полным и объективно отражающим природу является комплексное ландшафтное районирование, все же отраслевые (в том числе и геоботаническое) являются лишь различными подходами (методами) к характеристике природных регионов. Границы всех специализированных видов районирования должны совпадать, если они проводятся одинаково детально и с учетом взаимных связей. Однако таксономическое значение одних и тех же рубежей может быть неодинаковым для разных видов районирования.

Виктор Борисович последовательно разрабатывает и теорию физико-географического районирования (188, 263, 274). Конкретным выражением его идей являются предложенные им схемы природного районирования Кодр (153), Закарпатья (157) и Дальнего Востока (260, 263).

В недавно прочитанном докладе на межвузовской конференции по геоботаническому районированию СССР [1] В. Б. высказал новые интересные мысли о необхо-

[1] В. Б. Сочава. Развитие теоретических положений геоботанического районирования на его современном этапе.

димости объективизации районирования. Это потребует накопления количественных показателей и построения математических моделей, отражающих взаимосвязи факторов, что позволит более объективно подходить к проведению границ.

Нельзя обойти еще одного важного направления в деятельности В. Б. — его работ по истории ботаники и географии. Он бережно и с большой любовью относится к изучению богатейшего наследия отечественной науки, стараясь почерпнуть из него все лучшее и ценное. К этой серии относятся публикации В. Б., посвященные В. В. Докучаеву, В. Л. Комарову, Г. И. Танфильеву, А. Ф. Миддендорфу, Г. И. Борщову, С. П. Крашенинникову и др. (25, 101, 109, 176, 180, 283).

Виктор Борисович известен как страстный пропагандист советской науки за рубежом. В то же время он приложил немало сил для использования советскими учеными лучшего опыта современной мировой геоботаники и геоботанического картирования. Он был участником многих зарубежных ботанических экскурсий и международных ботанических и географических конференций и конгрессов.

Осенью 1954 г. В. Б. совершил поездку в Чехословакию и посетил Словацкие Карпаты; в 1956—1957 гг. участвовал в советско-румынской геоботанической экспедиции. Это позволило ему в дальнейшем при создании «Геоботанической карты Румынии» (212, 214) использовать личное знакомство с растительностью этих стран.

В. Б. выступал с докладами на IX и X Международных ботанических конгрессах (230, 305), на 97-коллоквиуме Национального центра научных исследований Франции (254), на XIX и XX Международных географических конгрессах (242, 302, 306). В этих докладах он познакомил мировую научную общественность с успехами, задачами и перспективами развития географии и геоботаники в СССР. Отчеты, опубликованные В. Б. после этих поездок (169, 198, 240, 249), а также обзоры зарубежных работ (278, 286) содержат глубокий анализ состояния мировой геоботаники и геоботанической картографии.

Научные заслуги В. Б. высоко оценены не только в СССР, но и за рубежом. Он избран почетным членом Академии наук, надписей и изящной словесности в Тулузе (Academie des sciences, inscriptions et belles-lettres de Toulouse) и награжден медалью им. Пьера Ферма (1960). В. Б. с 1963 г. состоит членом Постоянного комитета по тихоокеанской ботанике при Тихоокеанской научной ассоциации. В 1964 г. В. Б. избран действительным членом Комиссии по прикладной географии Международного географического союза, а в 1965 г. — одним из вице-президентов Международной ассоциации по фитогеографии и экологии растений.

Виктор Борисович Сочава — член Всесоюзного ботанического общества с 1927 г. В 1944—1947 гг. он был ученым секретарем Постоянной комиссии по истории флоры и растительности, позднее — членом редакции «Ботанического журнала».

Особенно большую работу вместе с президентом ВБО акад. В. Н. Сукачевым провел В. Б., будучи более 10 лет (1946—1957) ученым секретарем общества. На их долю выпала нелегкая работа по объединению сил всех ботаников и возрождению деятельности общества в послевоенный период. В связи с возросшей научно-организационной ролью ВБО значительно увеличилось число членов общества. В этот период в значительной степени благодаря их энергии были созданы новые секции и комиссии, отделения общества на местах, начато издание серии «Проблемы ботаники». Большую организующую и направляющую роль в развитии ботанической науки имели проведенные в 1956 и 1957 гг. съезды делегатов ВБО, в организации и проведении которых деятельное участие принимал В. Б. Регулярное освещение работы Ботанического общества в печати (110, 111, 117, 145, 149, 156, 164), а также публикация обзоров за отдельные периоды (123, 190, 195) — заслуга В. Б.

Активное участие он принимает и в работе Всесоюзного географического общества, членом которого является с 1930 г., а с 1953 г. по настоящее время состоит также членом Ученого совета этого общества. В 1959 г. В. Б. возглавил Бюро сибирских и дальневосточных филиалов и отделов Географического общества СССР. По его инициативе, при его участии и руководстве периодически собираются совещания сибирских географов, издаются сборники.

Большую научно-организационную работу проводит В. Б. в Академии наук СССР, участвуя в деятельности ученых советов и комиссий по разработке различных проблем и Государственного комитета по координации научных исследований.

Свою плодотворную работу Виктор Борисович сочетает с педагогической деятельностью. Не одно поколение студентов слушало его глубокие по содержанию и мастерски построенные лекции по курсам «Тундроведение», «Лесоведение», «Ботаническая география» на биологическом факультете Ленинградского университета, «Физическая география СССР» сначала в Ленинградском педагогическом институте им. А. И. Герцена, а затем в Ленинградском университете. Им впервые был создан и прочитан теоретический курс «Физико-географическое районирование СССР». Под руководством В. Б. успешно защитили диссертации многие аспиранты и докторанты.

Виктор Борисович постоянно окружен молодежью, которая тянется к своему учителю, щедро дарящему ей неиссякаемые богатства знаний и мыслей. Он вдохновляет и увлекает молодых ученых своим энтузиазмом.

В. Б. — человек большой культуры и многогранных интересов. Он понимает и хорошо знает искусство. В искусстве он также остается большим любителем природы, увлекаясь главным образом пейзажной живописью. Его любят и ценят не только как ученого, но и как обаятельного и чуткого человека.

Свой юбилей В. Б. встречает полный творческих сил, неиссякаемой энергии в осуществлении научных замыслов. От всей души желаем дорогому Виктору Борисовичу здоровья, сил, новых открытий и успехов на пути научного поиска.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. Б. СОЧАВЫ

1926

1. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидуумами некоторых луговых растений. Журн. Русск. бот. общ., 11, 1—2 : 161—190.
2. Этюды по экспериментальной фитосоциологии. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3 : 160—215.

1927

3. Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги. Тр. Бот. музея АН СССР, 22 : 1—78.
4. Северная граница кедра (*Pinus sibirica* Mayr) на Урале. Изв. АН СССР, 21 : 787—804.

1929

5. Ботанические исследования. В ст. А. Н. Алешкова: Ляпинский край. В кн.: Северный Урал. Л. : 64—66. (Матер. комиссии экспед. иссл., 7).
6. Новый вид *Bromus* — *Bromus vogulicus* sp. n. Докл. АН СССР, сер. А, 7 : 165—167.
7. О новой березе. В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии. М. : 389—394.
8. О пределе лесов на крайнем северо-востоке Азии. Природа, 12 : 1070—1072.
9. О происхождении ареала некоторых растений уральской флоры. Журн. Русск. бот. общ., 14, 3 : 279—296.

1930

10. Гора Стадухина на крайнем северо-востоке Азии. Природа, 11—12 : 1172—1174.
11. К фитосоциологии темнохвойного леса. I. Журн. Русск. бот. общ., 15, 1—2 : 7—41.
12. О некоторых интересных растениях Анадырского края. Журн. Русск. бот. общ., 15, 4 : 305—311.
13. О пятнистых тундрах Анадырского края. Тр. Полярной комиссии АН СССР, 2 : 51—68.
14. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. Бот. музея АН СССР, 22 : 1—47.
15. Расоведение и аналитическая систематика растений. Природа, 4 : 444—446.
16. Растения, собранные доктором Л. Ф. Гриневецким на территории б. Анадырской округи (1890 г.). Зап. Владивост. отд. Гос. русск. геогр. общ., 5, 2 : 175—177.
17. (V. Soczawa). Das Anadyrgebiet. Botanisch-geographische Beobachtungen im äussersten Nordosten Asiens. Zeitschr. Ges. Erdkunde Berlin, 7—8 : 241—263.

1931

18. Ботанические исследования. В ст. А. Н. Алешкова: По северному Уралу. Изв. Гос. геогр. общ., 63, 4 : 288—289.
19. В стране изюбря. Сов. север, 10 : 97—101.
20. Заполнить прорыв. [О необходимости организации в системе Академии наук СССР Геоботанического института]. Сов. север, 1 : 115—118. (Совместно с И. А. Перфильевым).
21. Некоторые основные понятия и термины тундроведения. Журн. Русск. бот. общ., 16, 1 : 125—135.
22. С. Н. Несчастливцев. Сов. север, 1 : 132.
23. Совещание геоботаников-тундроведов. Сов. север, 1 : 126—131. [Без подписи].
24. Тундроведение и ягелеустройство. Сов. север, 1 : 78—84.

1932

25. Академик Ф. Б. Шмидт (к столетию со дня рождения). Природа, 9 : 856—858.
26. Высокогорная флора Дусса-Алиня. Бот. журн. СССР, 17, 2 : 185—202.
27. Инвентаризация пастбищ северного оленя. За социалистическое оленеводство, 2 : 8.
28. Организация кормовой базы в оленколхозах и совхозах. Северное оленеводство, 8 : 3—5.
29. По тундрам бассейна Пенжинской губы. Изв. Гос. геогр. общ., 64, 4—5 : 1—24.
30. Программа для геоботанического изучения лесов. В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л. : 42—67. (Совместно с Н. А. Брызжевым, Я. Я. Васильевым и др.).
31. Программа для геоботанического изучения тундры. В кн.: Программы для геоботанических исследований. Л. : 26—41. (Совместно с А. А. Дедовым и Ф. В. Самбуком).
32. Тундроведение и ягелеустройство. В кн.: Сборник по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнике. М. : 53—57.
33. [Рец.]. В. Л. Комаров и Е. Н. Клобукова-Алисова. Определитель растений Дальневосточного края, 1, Л. Изд. АН СССР. 1931. Бот. журн. СССР, 17, 1 : 120.

1933

34. Анабарская экспедиция Наркомзема и Института оленеводства. Бюлл. Аркт. инст., 3 : 49—51.
35. Анабарское оленеводство. Северное оленеводство, 19 : 8—10.
36. Ботанико-географические подзоны в западных тундрах Якутии. В кн.: Материалы Первого Всесоюзного географического съезда, 1. Л. : 71—72.
37. Геоботанические работы в тундрах СССР в 1932 г. Бот. журн. СССР, 18, 3 : 215—216.
38. Естественные кормовые угодья тундровой зоны Якутии. Сов. оленеводство, 2 : 47—118.
39. К истории флоры южной части азиатской Берингии. Бот. журн. СССР, 18, 4 : 278—286.
40. Кормовое значение растений Крайнего Севера. Сов. ботаника, 3—4 : 257—266.
41. На истоках рек Щугора и Северной Сосьвы. Изв. Гос. геогр. общ., 65, 6 : 565—584.
42. Пастбищная система в оленеводстве. Северное оленеводство, 20—21 : 6—9.
43. Порайонная характеристика кормовых угодий Крайнего Севера СССР. Бюлл. Аркт. инст., 9—10 : 288—290.
44. Тундры бассейна реки Анабары. Изв. Гос. геогр. общ., 65, 4 : 340—364.
45. Ягельные корма оленя. Северное оленеводство, 27 : 5—7.

1934

46. Ботанико-географические подзоны в западных тундрах Якутии. Тез. докл. В кн.: Труды Первого Всесоюзного географического съезда, 3. Л. : 311—312.
47. Геоботанические исследования при внутрихозяйственном устройстве оленеводческих совхозов и колхозов. Л. : 1—64. (Инст. оленеводства).
48. Двадцатилетие деятельности Сергея Васильевича Керцелли в области оленеводства. Сов. оленеводство, 4 : 3—6.
49. Еще о молочном оленеводстве на Крайнем Севере. Северное оленеводство, 31—32 : 9—10.
50. Над чем работает Институт оленеводства. Сов. север, 3 : 75—79.
51. От редакции. [Предисловие к работе: Кормовые ресурсы тундровой зоны СССР]. Сов. оленеводство, 1 : 5—8.
52. Подрод I. Настоящий костер — *Zerna* (Panzer) Aschers. В кн.: Флора СССР, 2. М.—Л. : 555—568. (Совместно с С. А. Невским).
53. Растительные ассоциации Анабарской тундры. Бот. журн. СССР, 19, 3 : 264—304.
54. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала. Тр. СОПС АН СССР, сер. дальневост., 2 : 109—241.
55. (V. Soczava). *Agrostis anadyrensis* [sp. n]. В кн.: Флора СССР, 2. М.—Л. : 746.
56. (V. Soczava). *Calamagrostis czukczorum* [sp. n.]. В кн.: Флора СССР, 2. М.—Л. : 749.

1935

57. О работах Отдела оленеводства Всесоюзного арктического института. Бюлл. Аркт. инст., 5—6 : 132—135.
58. Петр Гермогенович Смидович. Сов. оленеводство, 5 : 7—9.
59. Предисловие. Сов. оленеводство, 5 : 5—6.
60. Работа Ямальской оленеводческой экспедиции Всесоюзного арктического института. Бюлл. Аркт. инст., 9 : 285.
61. Растительный покров тундровой зоны СССР. Arctica, 3 : 139—143.
62. Экспедиции Отдела оленеводства Всесоюзного арктического института в 1935 г. Бюлл. Аркт. инст., 9 : 284.
63. Экспедиция по изучению тундрового волка. Бюлл. Аркт. инст., 12 : 446.

1936

64. Иван Павлович Выучейский. Бюлл. Аркт. инст., 12 : 532.
65. Использование продуктов убоя северного оленя. Бюлл. Аркт. инст., 1 : 12—13.
66. О зеленых кормах оленя на ямальском севере как источнике минерального питания оленей. Сов. оленеводство, 6 : 23—32.
67. О повышении продуктивности пастбищ тундровой зоны. Бюлл. Аркт. инст., 8—9 : 377—378.
68. Опыты по культуре овощей в тундровой зоне северного края. Бюлл. Аркт. инст., 8—9 : 381—383.
69. Предисловие. Сов. оленеводство, 6 : 5—7.
70. Предисловие. Сов. оленеводство, 7 : 5—6.
71. Предисловие. Сов. оленеводство, 8 : 5—8.
72. Предисловие. В кн.: Леса бассейна реки Анадырь. Л. : 5—6. (Тр. Аркт. инст., 40).
73. Предисловие. В кн.: Оленьи пастбища и приемы выпаса оленей в Анадырском крае. Л. : 5—8. (Тр. Аркт. инст., 62).
74. Предисловие. В кн.: А. С. Салазкин, Ф. В. Самбук, О. С. Полянская и М. И. Пряхин. Оленьи пастбища и растительный покров Мурманского округа. Л. : 5—6. (Тр. Аркт. инст., 72).
75. Работы Колгуевской оленеводческой экспедиции. Бюлл. Аркт. инст., 8—9 : 405.
76. Работы оленеводческой летной экспедиции Арктического института. Бюлл. Аркт. инст., 8—9 : 399.

1937

77. Об использовании рогов северных оленей в качестве кормового средства. Сов. оленеводство, 9 : 119—125. (Совместно с Л. В. Розман).
78. Предисловие. Сов. оленеводство, 9 : 5—8.
79. Предисловие. Сов. оленеводство, 10 : 5—10.
80. Предисловие. Тр. Аркт. инст., 63, геоботаника : 3—4.

1938

81. [Рец.]. В. С. Говорухин. Флора Урала. Свердловск. 1937. Бот. журн. СССР, 23, 5—6 : 469—472.

1939

82. К истории географии и геоботаники. [О Г. И. Танфильеве]. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 21, каф. физ. геогр. : 175—178.

1940

83. Достойный представитель старшего поколения советских ботаников. (К 70-летию со дня рождения и 50-летию научной деятельности Н. А. Буш). Бот. журн. СССР, 25, 4—5 : 281—284.
84. Николай Адольфович Буш. (К пятидесятилетию научной и сорокалетию педагогической деятельности). Изв. Всес. геогр. общ., 72, 3 : 370—374.
85. Тундроведение. В кн.: Ленинградский государственный университет. Биологический факультет. Программы IV курса на 1940—1941 учебный год. Л. : 86—88.

1941

86. О безлесии тундр. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 68, 3 : 177—195.

1944

87. Динамика воздушных масс и распределение растительности. Природа, 1 : 74—76.
88. О генезисе и фитоценологии аянского темнохвойного леса. Бот. журн. СССР, 29, 5 : 205—218.
89. О происхождении флоры северных полярных стран. Природа, 4 : 45—55.
90. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. ботаника, 1 : 3—18.
91. Основные этапы четвертичной истории неморальной растительности Дальнего Востока. [Л. : 1—4]. (Научная сессия, посвященная 125-летию Ленинградского университета).
92. Причины безлесья гольцов Восточной Сибири и в Приамурье. Природа, 2 : 63—65.
93. Проблемы геоботаники и географическое познание Земли. Изв. Всес. геогр. общ., 76, 4 : 169—177.
94. Тундровые формы микрорельефа в Приамурье. Природа, 5—6 : 107—109.

1945

95. А. И. Лесков. Сов. ботаника, 13, 6 : 51—53.
96. Вопросы истории флоры и растительности СССР. [О деятельности комиссии по истории флоры и растительности СССР]. Сов. ботаника, 13, 5 : 46—51.
97. География и ценология растительного покрова Приамурья и Приморья. В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.—Л. : 32—34.
98. Инверсии растительных ассоциаций в Приамурье и Приморье. В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.—Л. : 34—35.
99. К истории флоры и растительности Арктики. В кн.: Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук АН СССР за 1941—1943 гг. М.—Л. : 30—31.
100. Ландшафт и фитоценоз. [Краткое содержание доклада]. В ст. А. В. Калининой «Доклады по общим вопросам геоботаники в отделе геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР». Сов. ботаника, 2 : 68—70.
101. Отрывок из истории геоботаники в России в эпоху 60-х годов [Об И. Г. Борщове]. Бот. журн. СССР, 30, 6 : 281—286.
102. Пленарные заседания постоянной комиссии по истории флоры и растительности СССР. Сов. ботаника, 13, 1 : 76—80.
103. Фрагменты горной степи на Среднем Урале. Сов. ботаника, 13, 3 : 28—37.
104. Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения. Докл. АН СССР, 47, 1 : 60—64.
105. Экологические типы реликтов маньчжурской флоры в связи с некоторыми палеогеографическими реконструкциями. Докл. АН СССР, 48, 9 : 702—705.
106. Элементы растительного покрова северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношения. Сов. ботаника, 13, 1 : 14—32.
107. (V. B. Sochava). Ecological relicts of Manchurian flora considered in connection with certain palaeogeographical restoration. Comp. rend. Acad. sci. URSS, 48, 9 : 674—677.

108. (V. B. Sochava). Fratriae of the plant formation of the USSR and their phylocoenogeny. Comp. rend. Acad. sci. URSS, 47, 1 : 57—60.

1946

109. В. В. Докучаев и русская геоботаника. (К столетию со дня рождения В. В. Докучаева). Сов. ботаника, 14, 2 : 73—78.
110. В. Н. Сукачев. (В связи с избранием президентом Всероссийского ботанического общества). Природа, 10 : 84—88.
111. Во Всероссийском ботаническом обществе. Бот. журн. СССР, 31, 5 : 45—48.
112. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.—Л : 283—320.
113. Значение работ Б. Н. Городкова в изучении растительного покрова нашей страны. (В связи с 35-летием научной деятельности). Сов. ботаника, 14, 3 : 212—217. (Совместно с Е. М. Лавренко).
114. К современному и древнему оледенению Холзунского хребта (Зап. Алтай). Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 49 : 164—178.
115. Некоторые ботанико-географические результаты экспедиции Академии наук СССР на северо-западный Кавказ в 1945 г. Сов. ботаника, 14, 3 : 182—187.
116. Тайга и гольцы северного Сихотэ-Алиня. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 49 : 126—163.
117. Чрезвычайное собрание Всероссийского ботанического общества. Природа, 10 : 84.

1947

118. А. П. Ильинский как фитогеограф. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 46, каф. бот., 7 : 10—16.
119. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук АН СССР. М.—Л. : 20—21.
120. Геоботанические наблюдения в горах и ущельях Мало-Аджарского хребта. Сов. ботаника, 15, 5 : 279—287.
121. И. П. Бородин. (К столетию со дня рождения. 1847—1947). Бот. журн. СССР, 32, 4 : 133—134. [Без подписи].
122. К систематике рода *Psephellus* Cass. В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук АН СССР. М.—Л. : 9—10. (Совместно с В. В. Липатовой).
123. Краткий обзор деятельности Всероссийского ботанического общества за 30 лет (1916—1946). Бот. журн. СССР, 32, 2 : 45—59.
124. Ландшафт и фитоценоз. В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук АН СССР. М.—Л. : 19—20.
125. О проекте программы IV Всесоюзного съезда ботаников. Бот. журн. СССР, 32, 6 : 281—282.
126. Общие собрания Всероссийского ботанического общества. Бот. журн. СССР, 32, 5 : 222—223.
127. Позиция некоторых реликтов древней флоры в современных фитоценозах Кавказа. Докл. АН СССР, 56, 3 : 313—316.
128. Предварительный отчет о работах ботанического отряда Кавказской комплексной экспедиции АН СССР в 1945 г. В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. Отделение биологических наук АН СССР. М.—Л. : 21—22. (Совместно с Е. В. Шифферс).
129. 100-летие со дня рождения И. П. Бородина. Бот. журн. СССР, 32, 4 : 183.
130. Схемы распределения растительности на идеальном континенте и существование аналогичных типов растительности в разных зонах. Сов. ботаника, 15, 6 : 360—364.
131. Элементы древнеколхидской растительности мезофильного типа и происхождение буковых лесов Кавказа. В кн.: Второй Всесоюзный географический съезд. Тезисы докладов по секции биогеографии. М.—Л. : 27—30.

1948

132. Географические связи растительного покрова на территории СССР. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. А. И. Герцена, 73, каф. физ. геогр. : 3—51.
133. К вопросу о содержании и методах геоботаники. Бот. журн., 33, 2 : 270—274.
134. Некоторые данные об инверсии растительных ассоциаций в связи с вопросом об инверсии растительности вообще. Уч. зап. Ленингр. педагог. инст. им. М. Н. Покровского, 6, геогр., 2 : 82—98.
135. Проблема закономерностей географического распространения растительного покрова на предстоящем Всесоюзном ботаническом съезде. Бот. журн., 33, 2 : 288—289. (Совместно с Е. М. Лавренко).
136. Различные пути геоботанического разделения земной поверхности и их самостоятельное значение. Бот. журн., 33, 1 : 156—157.

1949

137. Географические и экологические исследования в новых районах чайной культуры. Тезисы доклада. Л. : [1]. (Ленингр. гос. унив. Шестая научная сессия 1949 г.).

138. О происхождении буковых лесов Кавказа. Изв. АН СССР, сер. биолог., 2 : 224—236.
139. Памяти И. М. Крашенинникова. Изв. Всес. геогр. общ., 81, 2 : 258—261.
140. Элементы древнеколхидской растительности мезофильного типа и происхождение буковых лесов на Кавказе. В кн.: Труды Второго Всесоюзного географического съезда, 3. М. : 164—165.

1950

141. Изучение флоры и растительности. В кн.: Справочник путешественника и краеведа, 2. М. : 463—496.
142. Новейшие вертикальные движения земной коры и растительный покров. Землеведение, 3 (43) : 32—45.
143. О предстоящем IV Всесоюзном ботаническом съезде. Бот. журн., 35, 6 : 692—694. (Совместно с В. Н. Сукачевым).
144. Основные элементы растительного покрова. [Разделы 12—19, 22, 27, 27h, 27p, 29p, 31pt, 31c, 33, 34г, 47, 50 (Карпаты)]. В кн.: Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. Пояснительный текст. М.—Л. : 59—78, 84—88, 98—99, 100—103, 105—107, 119—120, 124, 126—131, 134—135, 176—177, 181—185.
145. Съезд делегатов Всесоюзного ботанического общества 29—30 января 1950 г. Бот. журн., 35, 4 : 438—442.

1951

146. О предстоящем IV Всесоюзном ботаническом съезде. (К обсуждению программы съезда). М.—Л. : 1—8. (Совместно с В. Н. Сукачевым).
147. Организация Литовского отделения Всесоюзного ботанического общества. Бот. журн., 36, 1 : 111—112.
148. Совещание делегатов Всесоюзного ботанического общества, посвященное обсуждению задач советских ботаников в осуществлении великого плана преобразования природы. Бот. журн. 36, 3 : 333—340.

1952

149. Деятельность Всесоюзного ботанического общества в 1951 г. Доклад на годичном собрании Общества 15 апреля 1952 г. Бот. журн., 37, 5 : 740—744.
150. Некоторые данные о росте чая и качестве чайного листа под пологом леса. Докл. АН СССР, 85, 5 : 1169—1171. (Совместно с М. А. Бокучавой).
151. Новая геоботаническая карта СССР и вопросы составления обзорной ландшафтной карты СССР. В кн.: Ленинградский государственный университет. Научная сессия 1951—1952 г. Тезисы докладов по секции географических наук. Л. : 10—16.
152. Основные положения геоботанического районирования. Бот. журн., 37, 3 : 349—361.
153. Распространение бука в лесах Молдавии. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3, геобот., 8 : 259—288. (Совместно с В. В. Липатовой).

1953

154. К географии кедрового стланика. Докл. АН СССР, 90, 6 : 1163—1166. (Совместно с А. Н. Лукичевой).
155. Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности. Изв. Всес. геогр. общ., 85, 2 : 125—138. (Совместно с Т. И. Исаченко и А. Н. Лукичевой).
156. Отчетный доклад годичному собранию членов Всесоюзного ботанического общества (29 мая 1953 г.) о деятельности Общества в 1952/53 г. Бот. журн., 38, 5 : 789—793.
157. Работы Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР по развитию культуры чая в новых районах. Бот. журн., 38, 1 : 155—164.
158. Растительность [Кавказа]. В кн.: БСЭ, изд. 2-е, 19 : 255—259.
159. Растительность лесной зоны. В кн.: Животный мир СССР, 4. Лесная зона. М.—Л. : 7—61.

1954

160. Геоботаническая карта СССР. Природа, 10 : 36—42.
161. Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. ГУГК МВД. (Совместно с Б. Н. Городковым, Т. И. Исаченко и др.).
162. Закарпатська область — новий район культури чаю в СРСР. В кн.: Питання розвитку продуктивних сил західніх областей Української РСР. Київ : 342—352.
163. Основные задачи геоботанической картографии в СССР. [Тезисы]. В кн.: Материалы ко Второму съезду Географического общества СССР. М. : 195—198.
164. Отчетный доклад годичному собранию членов Всесоюзного ботанического общества (25 мая 1954 г.) о деятельности ВБО за 1953/1954 гг. Бот. журн., 39, 5 : 793—796.
165. Принципы и задачи геоботанической картографии. В кн.: Вопросы ботаники, 1. М.—Л. : 259—272. На франц. яз.: V. B. Sotchava. Les principes et las problèmes de la cartographie géobotanique. В кн.: Вопросы ботаники, 1. М.—Л. : 273—288.

166. У карты растительности Советского Союза. Вокруг света, 10 : 13—16.
167. (V. B. Sočava). Práce Komarovova Botanického ústavu AN SSSR na zavedeni kultury čaje v novych oblastech. Sovětska véda. Biol. 3, roč. 4.
168. (V. B. Sočava). Slovenská geobotanica očami sovietskeho vedca. Naša veda, 12 : 368—371.

1955

169. Впечатления о современном состоянии геоботаники в Чехословакии. Бот. журн., 40, 3 : 462—468.
170. [Выступление на Совещании по вопросам ландшафтоведения]. Изв. Всес. геогр. общ., 87, 5 : 470—473.
171. К кончине академика И. Подперы. Бот. журн., 40, 1 : 141—143.
172. Карта растительности СССР. Для высших учебных заведений. М. 1 : 4 000 000. ГУГК МВД. (Совместно с Т. И. Исаченко и А. Н. Лукичевой).
173. Основные результаты работ по акклиматизации чая в Молдавии. В кн.: Вопросы развития культуры чая в новых районах СССР. М. : 79—96. (Совместно с В. В. Липатовой).
174. Развитие культуры чая в Закарпатской области. В кн.: Вопросы развития культуры чая в новых районах СССР. М. : 9—18.
175. Творческий путь В. Н. Сукачева и его роль в развитии геоботаники и ландшафтоведения. Изв. Всес. геогр. общ., 87, 5 : 485—492.
176. Творческий путь С. П. Крашенинникова и значение его эпохи для развития ботанической географии в России. Бот. журн., 40, 4 : 609—616.

1956

177. Арктические пустыни и тундры. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. : 61—138. (Совместно с Б. Н. Городковым).
178. Введение в обзор растительного покрова СССР на основе «Геоботанической карты» м. 1 : 4 000 000. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. : 9—60.
179. Влияние В. Н. Сукачева на развитие геоботаники и ландшафтоведения. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л. : 13—24.
180. Выдающийся русский ботаник, географ и путешественник В. Л. Комаров (1869—1945). (К десятилетию со дня смерти). Бот. журн., 41, 1 : 121—127.
181. Высокогорные альпийские и субальпийские луга, местами в сочетании с кустарниками и лесами. Карпатские. В кн.: Растительный покров СССР, 2. М.—Л. : 486—489.
182. Главнейшие задачи советской географии в связи с решениями XX съезда КПСС. Изв. Всес. геогр. общ., 88, 4 : 309—315.
183. Закономерности географии растительного покрова горных тундр СССР. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л. : 522—536.
184. Ландшафтно-географические связи горных тундр. В кн.: Ленинградский государственный университет. Научная сессия 1955—1956 гг. Тезисы докладов по секции географических наук. Л. : 7—13.
185. Ледники и снежники. В кн.: Растительный покров СССР, 2. М.—Л. : 835—839. (Совместно с М. М. Голлербахом).
186. Лиственничные леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. : 249—318.
187. Предисловие. В кн.: Растительный покров Сахалина. М.—Л. : 3—4. (Геогр. сб., 8).
188. Принципы физико-географического районирования. В кн.: Вопросы географии. Сборник статей для XVIII Международного географического конгресса. М.—Л. : 356—366.
189. Растительный покров СССР и сопредельных стран на карте для высших учебных заведений. Вестн. Ленингр. унив., 18, сер. геолог. и геогр., 3 : 79—90.
190. Сорок лет со времени съезда представителей ботанических учреждений и организации Всесоюзного ботанического общества. Бот. журн., 41, 4 : 465—475.
191. Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. : 139—216.
192. Хвойно-широколиственные леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. : 346—364. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).
193. Широколиственные леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. М.—Л. : 365—466. (Совместно с А. М. Семеновой-Тян-Шанской).
194. (V. B. Sotchava). Les principes de la division physico-géographique des territoires. В кн.: Essais de géographie. Recueil des articles pour le XVIIIe Congrès International Géographique. M.—L. : 372—382.

1957

195. Всесоюзное ботаническое общество в период между I и II съездами делегатов общества (1950—1957). Доклад II съезду делегатов Всесоюзного ботанического общества (9—17 мая 1957 г.). Л. : 1—34.
196. Всесоюзное ботаническое общество в 1956 г. Бот. журн., 42, 7 : 1146—1149.
197. Геоботаника в Петербургском ботаническом саду и Ботаническом музее Академии наук. В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.—Л. : 134—142.
198. Геоботаника и флористика в Румынии. Бот. журн., 42, 3 : 498—507.
199. Геоботаническая карта СССР. В кн.: Ежегодник БСЭ. 1957. М. : 621—623.

200. Геоботаническое районирование Амуро-Зейского междуречья. В кн.: Труды первой сессии Объединенного советско-китайского ученого совета по проблеме р. Амур, 3. М. : 95—102. [На множ. аппар.].
201. Зональные черты растительного покрова на пространстве от хр. Тукурингры до Амура. Бот. журн., 42, 2 : 195—210.
202. Памяти Генриетты Ипполитовны Поплавской. Бот. журн., 42, 7 : 1115—1120. (Совместно с Е. М. Лавренко).
203. Пути построения единой системы растительного покрова. В кн.: Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (май 1957). Тезисы докладов. IV. Секция флоры и растительности, 2. Л. : 41—50. То же, второе тиснение, 1958 : 40—49.
204. Работы В. Л. Комарова по ботанической географии Дальнего Востока и сопредельных территорий. В кн.: Десять лет со дня смерти Владимира Леонтьевича Комарова. 1945—1955. М.—Л. : 57—69. (Комаровские чтения, 10).
205. Тайга на северо-востоке Средне-Сибирского плоскогорья. Бот. журн. 42, 9 : 1408—1415.
206. (V. B. Sociava). Căile pentru elaborarea sistemului unic al covorului vegetal. Natura (București), 9, 6 : 58—66.
207. (V. B. Soceava). Problemele geobotanicii teoretice in lumina şcolii geobotanice sovietice. An. Rom.-Sov. Ser. biol., 2 : 21—30.

1958

208. Ботаническая география. В кн. : МСЭ, изд. 3-е, 1 : 1171—1172. [Без подписи].
209. Геоботаническое районирование Амуро-Зейского междуречья. В кн.: Научные труды по комплексному исследованию бассейна Амура, 1. Пекин : 166—170. [На кит. яз.].
210. Главнейшие достижения в области картографии растительности СССР за 40 лет. Изв. Всес. геогр. общ., 90, 2 : 109—117.
211. Деятельность В. Н. Сукачева в научных обществах. Тр. Инст. леса АН СССР, 37 : 17—22.
212. Легенда «Геоботанической карты Румынской Народной Республики» (м. 1 : 600 000). Бот. журн., 43, 5 : 639—643. (Совместно с Н. Доница, В. Леандру, С. Пашковским, Е. Пушкару-Сорочану).
213. Некоторые проблемы географии растительности бассейна Амура. Научн. докл. высшей школы. Геол.-геогр. науки, 2 : 189—197.
214. Новая геоботаническая карта Румынии. Бот. журн., 43, 5 : 629—638.
215. Основные подразделения растительности Сибири по данным картометрии. В кн.: Тезисы докладов XII отчетной сессии Западно-Сибирского филиала Академии наук СССР. Новосибирск : 155—158.
216. Работы Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР в бассейне Амура в 1957 г. Бот. журн., 43, 7 : 1069—1075. (Совместно с Т. И. Исаченко и В. В. Липатовой).

1959

217. Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение [перспективы работ в текущем семилетии (1959—1965) и главнейшие результаты исследований 1957—1958 гг. в Сибири]. В кн.: Материалы первой сессии Научного совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.—Л. : 7—18.
218. Геоботаническая картография, ее задачи и значение для развития народного хозяйства. Acta bot. sinica, 8, 2 : 106—117. [На русск. и кит. яз.].
219. География растений. В кн.: МСЭ, изд. 3-е, 2 : 951—954.
220. Задачи в области физической географии Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Материалы первого совещания географов Сибири и Дальнего Востока. (Иркутск 18—24 сентября 1959 г.). I. Тезисы докладов. Иркутск : 4—10.
221. Зоны растительности СССР. [Карта]. М. 1 : 5 000 000. [К выходу в свет]. Бот. журн., 44, 8 : 1182—1184.
222. Классификация растительности и типология физико-географических фаций. В кн.: Материалы по классификации растительности Урала. Тезисы докладов на совещании (октябрь 1959 года). Свердловск : 3—4.
223. Опыт крупномасштабного биологического картирования в амурской тайге. В кн.: Материалы первой сессии Научного совета по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.—Л. : 49—53.
224. Подразделение растительного покрова и принципы составления геоботанической карты (м. 1 : 1 000 000) басс. Амура. В кн.: Научные труды по комплексному обследованию бассейна Амура, 3. Пекин. [На кит. яз.].
225. Подразделение растительного покрова и принципы составления геоботанической карты (м. 1 : 1 000 000) басс. Амура. В кн.: Труды третьей сессии Объединенного советско-китайского ученого совета по проблеме р. Амур, 3. М. : 215—234. [На множ. аппар.].
226. Предварительный отчет о ботанических исследованиях некоторых районов Амурской обл. в 1956 г. В кн.: Сборник научных докладов природоведческих отрядов Амурской комплексной экспедиции, 1. Пекин : 20—27. [На кит. яз.].

227. Предисловие. В кн.: В. И. Грубов. Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л. : I—III.
228. (V. Soceava). Legenda «Hărţii geobotanice a RPR» la scare de 1 : 600 000. An Rom.-Sov. Ser. biol., 1 : 132—137. (Совместно с N. Doniţa, V. Leandru, S. Paşcovschi, E. Puşcaru-Soroceanu).
229. (V. B. Soceava). Noua hartă geobotanică a RPR. An. Rom.-Sov. Ser. biol., 1 : 122—131.
230. (V. Sotchava). Résumé de l'étude botanico-géographique de la taïga sibérienne. В кн.: Proceedings of the IX International botanical congress. Montreal, August 19—29, 2. Toronto : 372—373.

1960

231. [Выступление на III съезде Географического общества СССР]. В кн.: Материалы III съезда Географического общества СССР по проблеме общая теория и практическое применение методов ландшафтоведения. Л. : 3—4.
232. Географическое изучение тайги и преобразование ее природы. В кн.: Советская география. М. : 438—448.
233. Главнейшие направления исследований в области физической географии Сибири и Дальнего Востока. В кн.: Проблемы географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск : 11—20.
234. Группировки степных растений в амурской подтайге. Тр. Моск. общ. испыт. природы, 3 : 263—276. (Совместно с В. В. Липатовой).
235. Зональное разделение советской Прибалтики на основе среднемасштабной геоботанической карты. Бот. журн., 45, 6 : 795—804. (Совместно с Т. И. Исаченко и А. С. Карпенко).
236. Карта растительности СССР. М. 1 : 20 000 000. В кн. : Атлас сельского хозяйства СССР. М. : 54—55. (Совместно с А. Н. Лукичевой).
237. Картография растительности Карпат (задачи, принципы, методы). В кн.: Флора и фауна Карпат. М. : 34—43.
238. Коллоквиум по картографии растительности. Вестн. АН СССР, 10 : 78—79.
239. Теоретические и методические вопросы картографии растительности. В кн.: Картография растительного покрова. Тезисы докладов на совещании по вопросам картографии растительности (Новосибирск, ноябрь 1960 г.). М. : 5—16.
240. Что обсуждалось по вопросам картографии, географии и классификации растительности на IX Международном ботаническом конгрессе. Бот. журн., 45, 9 : 1400—1405.
241. (V. B. Sochava). Geobotanical map of the U.S.S.R. Internat. Geol. Rev., 2, 4 : 311—321.
242. (V. Sotchava et T. Issatchenko). Les nouvelles données sur la géographie de la végétation des pays baltes de l'URSS. В кн.: XIX Congrès International de Géographie. Abstracts of Papers. Stockholm : 273.
243. (V. Sotchava). Quelques conclusions méthodiques d'après les travaux sur la cartographie de la végétation de l'URSS. В кн.: Méthodes de la cartographie de la végétation. Rapports. S. l. : [135—140]. (97-e Colloque intern. Centre nat. rech. scient. Toulouse, 16—21 Mai 1960). [На множ. аппар.]

1961

244. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов. В кн.: Вопросы классификации растительности. Свердловск : 5—22. (Тр. Инст. биолог. Уральск. фил. АН СССР, 27).
245. Изучение и картографирование растительности. В кн.: Карманная книга натуралиста и краеведа. М. : 164—183.
246. Институт географии Сибири и Дальнего Востока Сибирского отделения АН СССР. Изв. АН СССР, сер. геогр., 6 : 127—129.
247. Новые данные по географии растительного покрова прибалтийских территорий СССР. В кн.: XIX Международный географический конгресс в Стокгольме. М. : 208—213. (Совместно с Т. И. Исаченко).
248. Предисловие. В кн.: Вопросы медицинской географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск : 3—4.
249. Принципы и методы картографирования растительности. (97-й Международный коллоквиум Национального центра научных исследований Франции). Изв. АН СССР, сер. геогр., 1 : 152—157.
250. Развитие геоботанической картографии. Вестн. АН СССР, 3 : 119—121.
251. Современное состояние проблемы картографирования растительности. Изв. АН СССР, сер. биолог., 4 : 519—532.
252. Ценный вклад в литературу по географии Дальнего Востока. [Об издании сборников «Вопросы географии Дальнего Востока»]. Изв. Всес. геогр. общ., 93, 6 : 546—548. (Совместно с И. Л. Клеоповым).
253. Экскурсия в Центральный Норланд. В кн.: XIX Международный географический конгресс в Стокгольме. М. : 416—428.
254. (V. Sotchava). Quelques conclusions méthodiques d'après les travaux sur la cartographie de la végétation de l'URSS. В кн.: Méthodes de la cartographie de la végétation. Paris : 203—210. (97-e Colloque inter. Centre nat. rech. scient. Toulouse, 16—21 Mai 1960).

1962

255. Актуальные вопросы комплексного картографирования географической среды. В кн.: Комплексное картографирование природы и хозяйства. Иркутск : 5—15.
256. Вопросы картографирования в геоботанике. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.—Л. : 5—27.
257. Географические аспекты научного обоснования планомерного освоения тайги. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1 : 3—11.
258. Исходные положения типизации таежных земель на ландшафтно-географической основе. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 2 : 14—23.
259. К программе Симпозиума по комплексному географическому картографированию. В кн.: Комплексное картографирование природы и хозяйства. Иркутск: 3—4.
260. Опыт деления Дальнего Востока на физико-географические области и провинции. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1 : 23—33.
261. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. журн., 47, 4 : 473—484. (Совместно с В. В. Липатовой и А. А. Горшковой).
262. Предисловие. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.—Л. : 3—4.
263. Природное районирование Дальнего Востока. (Доклад на секции природных условий и охраны природы Конференции по развитию производительных сил Дальнего Востока). Иркутск : 1—24.
264. Растительность [СССР]. В кн.: Атлас СССР. М. : 88—89. (Совместно с А. Н. Лукичевой).
265. Современная география и ее задачи в Сибири и на Дальнем Востоке. Сиб. геогр. сб., 1 : 5—18.
266. Творческое общение молодых географов разной специализации (вместо предисловия). В кн. : Исследование по географии Сибири и Дальнего Востока. Материалы конференции молодых географов Сибири (Иркутск, февраль 1962 г.). Иркутск : 3—4.
267. (V. B. Sochava). Geographic study of the taiga and the transformation of its nature. В кн. : Soviet Geography. Accomplishments and tasks. New-York : 273—280.
268. (V. B. Soceava). Situaţia actuală a cartografierii vegetaţei. An. Rom.-Sov. Ser. biol., 2 : 95—100.

1963

269. Биотика ландшафта и пути ее картографирования. В кн. : Совещание по вопросам зоологической картографии 11—15 марта 1963. Тезисы докладов. М. : 113—116.
270. Ближайшие задачи географов Сибири и Дальнего Востока. (Совещание во Владивостоке). Вестн. АН СССР, 2 : 123—126.
271. Восьмидесятилетие академика Андрея Александровича Григорьева. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 4 : 3—7.
272. География в системе наук о Земле. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4 : 102—111. (Совместно с Г. А. Авсюком и др.).
273. Географическая зональность и полярная антисимметрия. Изв. АН СССР, сер. геогр., 6 : 122—123.
274. Главнейшие природные рубежи в южной части Восточной Сибири. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 4 : 19—24. (Совместно с В. А. Ряшиным и А. В. Беловым).
275. Новое серийное издание сибирских географов. (К выходу в свет «Известий Алтайского отдела Географического общества СССР»). Изв. Всес. геогр. общ., 95, 1 : 92—94.
276. Определение некоторых понятий и терминов физической географии. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 3 : 50—59.
277. Перспективы геоботанического картографирования. В кн. : Геоботаническое картографирование. 1963. М.—Л. : 3—10.
278. Поиски новых приемов картографирования растительности. В кн. : Геоботаническое картографирование. 1963. М.—Л. : 57—59.
279. Почин камчатских географов. (К выходу в свет «Вопросов географии Камчатки»). Изв. Всес. геогр. общ., 95, 6 : 559—560.
280. Предисловие. Сиб. геогр. сб., 2 : 3—6.
281. Прикладные задачи географических исследований тайги в связи с перспективами ее освоения. В кн.: Актуальные вопросы изучения и освоения таежных территорий. Иркутск: 3—15. (Совместно с В. А. Кротовым, В. В. Воробьевым. Ю. П. Михайловым).
282. Серии карт природы для обоснования мероприятий по освоению тайги. В кн.: Актуальные вопросы изучения и освоения таежных территорий. Иркутск : 73—75.
283. Страница из прошлого русской географии. (Жизнь и деятельность А. Ф. Миддендорфа). Сиб. геогр. сб., 2 : 215—236.
284. [Рец.]. А. В. Куминова. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960 г. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 4, сер. биол.-мед. наук, 1 : 99—102.
285. Geography in the system of earth sciences. Soviet Geography : Review and translation. October : 3—13 (Совместно с Г. А. Авсюком и др.).

286. Бюллетень Службы картографии растительности в Тулузе. В кн.: Геоботаническое картографирование. 1964. М.—Л. : 82—88.
287. «Вопросы географии Монголии» — орган Института географии и мерзлотоведения в Улан-Баторе. Изв. Всес. геогр. общ., 96, 5 : 440—441.
288. Географические проблемы освоения тайги. В кн. : Современные проблемы физической географии СССР. Материалы к IV съезду Географического общества СССР. Симпозиум «А». Доклады. Л. : 51—65.
289. Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли. В кн. : Современные проблемы географии. Научные сообщения советских географов по программе XX Международного географического конгресса (Лондон, 1964). М. : 167—173.
290. Комплексное картографирование географической среды. Сиб. геогр. сб., 3 : 5—18.
291. Ландшафтные исследования таежных территорий (задачи, методы, перспективы). Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 5 : 33—37. (Совместно с А. А. Крауклисом).
292. Макет новой карты растительности мира. В кн.: Геоботаническое картографирование. 1964. М.—Л. : 3—16.
293. О работах по картографии растительности в Институте географии Сибири и Дальнего Востока АН СССР. В кн.: Геоботаническое картографирование. 1964. М.—Л. : 106—108. [Без подписи].
294. Онон-Аргунская степь как объект стационарных физико-географических исследований. В кн.: Алкучанский Говин. Опыт стационарного изучения степного ландшафта. М.—Л. : 3—23.
295. Опыт координации работ сибирских и дальневосточных организаций Географического общества СССР. Изв. Всес. геогр. общ., 96, 2 : 140—144.
296. Перспективы новой географии Западно-Сибирской равнины. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 6 : 3—9.
297. Предисловие. Сиб. геогр. сб., 3 : 3—4.
298. Природа тайги и проблемы использования ее хозяйственного потенциала. Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 5 : 5—12.
299. Проблемы географии восточных районов РСФСР. (К итогам Второго научного совещания географов Сибири и Дальнего Востока). Сиб. геогр. сб., 3 : 271—318. (Совместно с В. В. Воробьевым).
300. Растительность [мира]. Карта. В кн.: Физико-географический атлас мира. М. : 66—67.
301. Растительность [мира и материков]. Пояснительный текст. В кн.: Физико-географический атлас мира. М. : 280—283.
302. (V. B. Sochava). Classifying and mapping the subdivisions of the earth's vegetation. В кн. : 20th International Geographical Congress. Abstracts of Papers. London : 55.
303. (V. B. Sochava). Geographic zonality and polar asymmetry. Soviet Geography: Review and translation. February : 49—50.
304. (V. B. Sochava). Geographical problems of development of the taiga (Northern Forest). Soviet geography: Review and translation. Septemer : 40—52.
305. (V. Sotchava). La nouvelle carte de la végétation du monde et les principes de sa composition. В кн.: Tenth International Botanical Congress. Abstracts of Papers. Edinburgh : 268—269.
306. (V. Sotchava). La transformation de la taïga. В кн.: 20th International Geographical Congress. Abstracts of Papers. London : 195.

Редактирование карт

307. Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 2 500 000. ГУГК при Совете Министров СССР. 1948. (Совместно с Е. М. Лавренко).
308. Геоботаническая карта СССР. М. 1 : 4 000 000. ГУГК МВД СССР. 1954. (Совместно с Е. М. Лавренко).
309. А. Н. Лукичева. СССР, карта растительности. В кн.: БСЭ, изд. 2-е, 50, 1957 : после стр. 76. (Совместно с Е. М. Лавренко).
310. Зоны растительности СССР. М. 1 : 5 000 000. ГУГК МВД СССР, 1958.
311. Карта растительности СССР. М. 1 : 10 000 000. ГУГК Министерства геологии и охраны недр СССР. 1960.
312. А. Н. Лукичева. Карта растительности СССР. М. 1 : 12 500 000. В кн. : Климатический атлас СССР, 1. М. 1960 : 5—6.
313. N. Doniţă, V. Leandru şi E. Puşcaru-Soroceanu. Harta geobotanică RPR. 1 : 500 000. 1960. Bucureşti.
314. N. Doniţă, V. Leandru, E. Puşcaru-Soroceanu. Harta geobotanică RPR. 1 : 1 500 000. В кн. : Monografia geografică a Republicii Populare Romîne, 1. Geografia fisica. Bucureşti, 1960 : anexa 23.

С. А. Грибова, Т. И. Исаченко,
А. С. Карпенко, В. В. Липатова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 15 III 1965).

БОТАНИЧЕСКИЕ КОНГРЕССЫ, КОНФЕРЕНЦИИ И СИМПОЗИУМЫ

УДК (079.3) 509.72 (411/414)

ЭКСКУРСИЯ В НАЦИОНАЛЬНЫЙ ЗАПОВЕДНИК БЕН ЛОЙЕРС

С 4 рисунками

Советские ботаники, участники X Международного ботанического конгресса, вместе со своими зарубежными коллегами имели возможность в свободный от заседаний воскресный день 9 августа 1964 г. совершить интересную экскурсию в заповедник Бен Лойерс (шотландское слово *ben* означает высокую гору). Осуществление этой экскурсии стало возможным благодаря любезности британских ботаников, взявших на себя труд по ее организации; пояснения по ходу экскурсии давали специалисты, изучающие и хорошо знающие местную флору и растительность, в том числе М. Пур (M. E. D. Poore), опубликовавший ряд работ, посвященных этому уголку Шотландии.

Организованный в 1950 г. заповедник Бен Лойерс находится в наиболее возвышенной части горной Шотландии. Для этой местности характерны куполовидные, обычно мягких очертаний горы со склонами, поросшими в нижней части вереском *Calluna vulgaris*, многочисленные озера с прозрачной чистой водой, бурные горные реки и ручьи. Расположен заповедник на южном склоне одноименной горы (высота 1214 м над ур. м.), обращенном к озеру Лох Тэй. Горная цепь Бредальбейн, к которой относится массив Бен Лойерс, издавна известна своеобразием своей флоры, содержащей аркто-альпийский элемент. Впервые аркто-альпийские растения обнаружил здесь Джеймс Диксон (J. Dickson), посетивший этот район в 1789 г. Во время повторного посещения этих мест в 1792 г. он открыл здесь местонахождение *Saxifraga cernua*. Впоследствии флора этого горного массива изучалась многими ботаниками, в том числе Робертом Таунсоном (R. Townson), Джорджем Доном (G. Don), Робертом Брауном (R. Brown) и др.

По мнению геологов, почти вся территория заповедника от его южной границы до уровня 760—790 м (за исключением более высоких пиков) подвергалась оледенению. Прохладный климат (устойчивый снежный покров держится здесь с декабря по апрель), обильные атмосферные осадки (1000—1250 мм в год), высокая влажность воздуха, разнообразие горных пород от кислых (кварц) до щелочных (известняк) благоприятствовали сохранению здесь, особенно на известняках, многих растений, из них некоторые были широко распространены в ледниковые эпохи.

Еще несколько столетий тому назад бо́льшая часть холмистой территории заповедника была покрыта лесами, доходившими до высоты 610, а местами 640 м. Леса, по-видимому, были в основном смешанными, состоящими из дуба *Quercus petraea*, березы *Betula pubescens*, ясеня *Fraxinus excelsior*, ильма *Ulmus glabra*, ольхи *Alnus glutinosa*. На влажных местах в долинах были распространены ивняки, а выше — березовые лески и заросли рябины *Sorbus aucuparia*. Возможно, что на более сухих местообитаниях встречались сосняки из *Pinus silvestris*. Впоследствии эти леса были полностью истреблены, и на их месте стали пасти скот, преимущественно овец. Флора пастбищ и теперь содержит ряд лесных элементов — свидетельство лесного прошлого этой территории. Среди сообществ пастбищных угодий преобладают белоусники с господством *Nardus stricta*. На фоне таких пастбищ по сырым местам разбросаны сфагновые болотца, для которых характерны различные виды *Sphagnum*, а из травянистых растений — *Eriophorum vaginatum*, *E. angustifolium*, *Trichophorum caespitosum*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum*, *E. hermaphroditum*; иногда здесь же встречается *Chamaepericlymenum suecicum*.

Наибольший интерес для флориста представляют растения, обитающие на каменистом и щебнистом субстрате — на скалистых останцах, каменистых осыпях, по берегам родников и горных ручьев, в местах, где долго не стаивает снег. Так, на скалистых останцах в расщелинах скал встречаются *Sedum roseum*, *Asplenium trichomanes*, *A. viride*, *Woodsia alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, а у основания останцев — *Alchemilla alpina*, *Silene acaulis*, *Cerastium alpinum* и др. Для каменистых осыпей характерны *Saxifraga aizoides*, *S. hypnoides*, *Cochlearia alpina*, *Oxyria digyna*, *Epilobium anagallidifolium*, *Sagina saginoides*, *Minuartia rubella*, *Polystichum lonchitis*. По берегам род-

Рис. 1. Подъем к вершине Бен Лойерс. Склон, видный на заднем плане, был в прошлом покрыт лесами; в результате их вырубки и длительного выпаса овец здесь сформировалась лугопастбищная растительность (grassland). На переднем плане — болотце.

Рис. 2. Лужайка на берегу ручейка в глубоком тенистом каньоне.

Рис. 3. Типичное местообитание многих реликтовых растений в заповеднике — обнажение скал с сочащейся из расщелин водой.

Рис. 4. Характерный пейзаж высокогорной части Бен Лойерса. В растительном покрове преобладают мелкотравные луга, прерывающиеся местами обнажениями скал с их своеобразной флорой. Вдали видны другие горы и хребты цепи Бредальбейн.

ников и горных ручьев в изобилии растут *Epilobium alsinefolium*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga stellaris*, *Sedum villosum* и др. Для мест, где долго задерживается в летнее время нестаявший снег, типичны *Gnaphalium supinum*, *Salix herbacea*, *Saxifraga stellaris* и *Sibbaldia procumbens*.

Среди растений, встречающихся в заповеднике Бен Лойерс, выделяется группа редких на Британских островах видов, географическое распространение которых чрезвычайно своеобразно. Они встречаются, кроме того, или в Альпах или в европейской Арктике, или же и в той и другой области. Горных растений, отсутствующих в Арктике, в заповеднике немного; к ним относится *Cherleria sedoides*, встречающаяся, кроме Британских островов, в Пиренеях и на Карпатах, и *Myosotis alpestris*, распространенная в высокогорных поясах Европы, а также в Азии и в Северной Америке. Напротив, из числа растений, встречающихся в заповеднике, многие широко распространены в Арктике, например: *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*, *S. aizoides*, *S. stellaris*, *S. oppositifolia*. Вне Арктики многие из этих видов встречаются в Пиренеях, на Кавказе, на Урале и даже в горах Северной и Центральной Америки, в Японии и в Гималаях. Арктические местонахождения этих видов располагаются близко к уровню моря, южнее же они встречаются только в горах, причем высота местонахождений над уровнем моря возрастает при движении от полюса к экватору.

Согласно представлениям британских ботаников (Tansley, 1949; Poore, 1954; Pigott, 1956), аркто-альпийские растения, встречающиеся в горных массивах Бредальбейн, Клова, Тисдейл и др., являются ледниковыми реликтами. По данным Х. Годвина (Godwin, 1956), многие виды этого комплекса были широко распространены на Британских островах в плейстоцене, особенно непосредственно после исчезновения ледникового покрова, когда климат был еще достаточно холодным. Об этом свидетельствуют многочисленные ископаемые остатки *Dryas octopetala*, *Salix herbacea*, *Betula nana* и др.

В ходе последующих изменений климата и растительного покрова, особенно в связи с расселением лесов, аркто-альпийские растения были оттеснены лесной растительностью из многих местообитаний, но смогли сохраниться изредка к горах, где этому благоприятствовали условия среды (отсутствие конкуренции со стороны древесных растений, непрерывное обновление субстрата в результате эрозии, разнообразие горных пород, прохладный влажный климат).

Заповедник Бен Лойерс представляет собой характерный и сравнительно хорошо сохранившийся уголок природы горной Шотландии, одно из наиболее интересных классических местонахождений реликтовых аркто-альпийских растений. Посещение заповедника дало возможность участникам экскурсии лучше понять характер и происхождение некоторых элементов современной флоры и растительности Шотландии. В то же время ботаническая экскурсия в заповедник послужила хорошим поводом для возникших в ходе ее оживленных и полезных дискуссий по принципиальным вопросам исторической географии растений.

Литература

Godwin H. (1956). The history of the British flora. — Pigott C. D. (1956). The vegetation of Upper Teesdale in the north Pennines. Journ. of Ecology, 44, 2. — Poore M. E. D. (1954). Phytosociology of the Breadalbane district of Perthshire. — Tansley A. G. (1949). The British Islands and their vegetation.

П. Л. Горчаковский.

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР,
г. Свердловск.

(Получено 2 II 1965).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.3 581.84 : 22

ЗАСЕДАНИЕ СЕКЦИИ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ВБО, ПОСВЯЩЕННОЕ ПАМЯТИ В. Г. АЛЕКСАНДРОВА

16 января 1965 г. исполнился год со дня смерти доктора биологических наук профессора Василия Георгиевича Александрова. Василий Георгиевич Александров хорошо известен ботаникам не только как выдающийся отечественный ботаник-анатом, но и как создатель советской школы анатомов, как ученый, оставивший после себя не только ценные труды, но и многих учеников, получивших от него «путевку в жизнь», обязанных ему своими знаниями и продолжающих его дело.

26 января состоялось заседание созданной Василием Георгиевичем секции морфологии и анатомии растений Всесоюзного ботанического общества, посвященное его памяти. В нем приняли участие жена и друг Василия Георгиевича Анна Дмитриевна Александрова, ученики его и многие ботаники, которым дорога память о нем.

Доклад «Жизнь и деятельность Василия Георгиевича Александрова» сделал М. С. Яковлев, один из ближайших учеников Василия Георгиевича и его преемник по заведованию отделом эволюционной морфологии растений Ботанического института АН СССР и по руководству секцией морфологии и анатомии ВБО.

Были заслушаны доклады М. Ф. Даниловой «О принципах строения проводящего аппарата двудольных растений», В. К. Василевской «Развитие листового следа в связи с возрастом листа» и Е. А. Мирославова «Структурные особенности клеточных оболочек эпидермиса и их функциональное значение». В докладах были изложены современные представления в области названных проблем, были сообщены и новые данные, которые явились вкладом самих докладчиков, и показано большое значение исследований Василия Георгиевича Александрова в разработке этих проблем. В частности, было отмечено, что Василий Георгиевич во многом предвосхитил современную трактовку принципов формирования проводящего аппарата, включив в изучение проблемы эксперимент и показав единство структуры осевых и аппендикулярных органов.

После докладов были заслушаны воспоминания о Василии Георгиевиче. Выступили представители старшего и младшего поколений его учеников — А. А. Яценко-Хмелевский, А. В. Добротворская, Н. В. Первухина и И. А. Корчагина. Приехавшая на заседание секции из Ташкента Е. А. Мокеева рассказала о том, какое значение для ботаников имели встречи и общение с Василием Георгиевичем. Выступавшие говорили об атмосфере живого интереса в деле изучения формы растения, о большой влюбленности Василия Георгиевича в природу и в свое дело, о том примере самоотверженного труда, который Василий Георгиевич подавал своим сотрудникам. В выступлениях участников заседания отдавалась дань глубокого уважения и признательности Василию Георгиевичу за ту роль, которую он сыграл в жизни каждого из них.

В адрес секции ко дню заседания были присланы телеграммы: из Тбилиси, где Василий Георгиевич создал многочисленную и сильную группу анатомов, от сотрудников отдела анатомии и физиологии растений Института ботаники АН Грузинской ССР за подписью Л. И. Джапаридзе, от заведующей кафедрой анатомии и физиологии растений Тбилисского государственного университета К. Е. Цхакая и от Н. А. Анели. В своих телеграммах ученики Василия Георгиевича выражали любовь и благодарность своему учителю, говорили о том, что, живя вдали от них, Василий Георгиевич всегда был с ними, поддерживая живую связь, делился мыслями, поощрял исследования и что память о Василии Георгиевиче всегда будет жить в их сердцах.

Сердечные телеграммы были присланы также из Ташкента от И. А. Райковой и группы сотрудников университета и от ботаников Белоцерковского сельскохозяйственного института за подписью Г. С. Чугаевой.

Ученик Василия Георгиевича Мажид Хажмуратов — преподаватель Казахского университета в Алма-Ата, в своем письме в адрес собрания предложил ежегодно устраивать заседания секции, посвященные памяти Василия Георгиевича. Это предложение совпадает с намерениями президиума секции. Василий Георгиевич объединял многих морфологов и анатомов нашей страны, следует сохранить и укрепить эти связи.

Ежегодные совещания секции морфологии и анатомии ВБО, посвященные его памяти, будут способствовать дальнейшему объединению советских ботаников-анатомов. Успешное развитие науки о форме растений, которой Василий Георгиевич посвятил всю свою жизнь и для которой он так много сделал, будет ему лучшим памятником.

Следует наметить постоянную дату ежегодных совещаний секции морфологии и анатомии растений ВБО, посвященных памяти Василия Георгиевича. По-видимому, лучше всего было бы приурочить эти совещания ко дню рождения Василия Георгиевича, и проводить их в июне, это даст возможность многим преподавателям ВУЗов принять участие в совещаниях. Президиум секции рассчитывает, что морфологи и анатомы сообщат свои соображения по этому поводу, а также заявят доклады на следующие совещания.

Секретарь секции морфологии
и анатомии растений
Н. В. Первухина.

Всесоюзное
ботаническое общество
г. Ленинград

(Получено 18 II 1965).

JUNE 1965

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENT

Page

To the Honorary President the Founder of the Botanical Society of the U.S.S.R., the Hero of Socialist Labour, Academician Vladimir Nikolaevich Sukachev I

B. N. Norin. On the synusial structure of the vegetational cover in the Forest-tundra Zone. (5 textfigures) 745

L. F. Sidorov and **R. L. Potapov.** A contribution to the history of the forests of the Pamirs and contiguous areas in the Upper Quaternary 765

N. N. Kaden. The fruit types of plants inhabiting the Middle Zone of the European part of the U.S.S.R. 775

M. G. Agayev. The experience of studying natural selection in spring wheats 788

A. A. Nitzenko. On phytocoenotypes 797

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 811

G. M. Kozubov. On the rapid and reliable method of determination of pollen viability. (1 textfigure). (811).

REPORTS 814

F. Sh. Osmanova. Anatomical investigations of the cob of the double-cross hybrid (VIR-25) of maize in the course of its development. (3 textfigures). (814).— **I. U. Koropachinsky.** New data on the birch *Betula microphylla* Bge. inhabiting the Tuva Autonomous Republic. (3 textfigures). (820). — **B. D. Gavrilenko.** Variation of the flower colour in *Iris paradoxa* Stev. (822). — **L. N. Gribanov.** On the Khatun-Karagayskiy Forest in the East Kazakhstan Region. (4 textfigures). (824). — **R. A. Rotov.** A steppe association with the participation of *Opuntia stricta* Haw. (828). — **N. G. Moskalenko.** Vegetational cover in the environs of Norilsk. (2 textfigures). (829). — **L. M. Nosova.** Persisting patches of steppe in the Penza Region. (4 textfigures). (838). — **S. V. Victorov.** Geobotanical characteristics of the fresh-water lenses in the gypsum deserts. (853).— **M. M. Albitzkaya** and **O. B. Moroz.** On the species composition and the abundance of seeds in the soil of artificial ash stands in the Dnepropetrovsk Region. (856). — **A. M. Yakshina.** The condition of oak saplings under the forest canopy as related to the balance of the organic matter. (4 textfigures). (861). — **I. T. Vassilczenko.** Continuation of the discussion on *Ephedra*. (867).— **N. I. Rubtzov** and **E. A. Volk.** On the natural reproduction of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) by layers. (1 textfigure). (000). — **O. B. Motkaliuk.** The effect of water deficiency in the soil at the critical period on the formation of the female gametophyte in barley. (6 textfigures). (874).

PERSONALIA 880

S. A. Gribova, T. I. Isachenko, A. S. Karpenko, V. V. Lipatova. Victor Borisovich Soczava. (for his 60th birthday). (1 map). (880).

BOTANICAL CONGRESSES, CONFERENCES AND SYMPOSIA 895

P. L. Gorchakovsky. An excursion to Ben Loyers National Park. (4 textfigures). (895).

AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R. 899

N. V. Pervukhina. A session of the Section of Plant Anatomy of the Botanical Society dedicated to the memory of V. G. Alexandrov. (899).

Подписано к печати 2/VI 1965 г. М-29772. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Печ. л. 10 + 2 вкл. = 13.70 усл. печ. л. Бум. л. 5. Уч.-изд. л. 16.71. Тираж 2865. Заказ 162.

1-я тип. издательства «Наука», Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

БОТАНИЧЕСКАЯ 4
ГЛ.БОТАНИЧ.САД АН СССР
НАУЧ.БИБЛИОТЕКА ГБС
13 1.12 БОТАН

Индекс
70058

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Почетному президенту, члену-учредителю Всесоюзного ботанического общества, герою социалистического труда, академику Владимиру Николаевичу Сукачеву I

Б. Н. Норин. О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. (С 5 рис.) 745

Л. Ф. Сидоров и **Р. Л. Потапов.** К истории лесов Памира и прилегающих областей в позднечетвертичное время 765

Н. Н. Каден. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР 775

М. Г. Агаев. Исследование естественного отбора у яровых пшениц 788

А. А. Ниценко. О фитоценотипах 797

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 811

Г. М. Козубов. Об ускоренном и надежном методе определения жизнеспособности пыльцы. (С 1 рис.). (811).

СООБЩЕНИЯ 814

Ф. Ш. Османова. Анатомические исследования початка кукурузы двойного межлинейного гибрида 'ВИР-25' в его развитии. (С 3 рис.). (814). — **И. Ю. Коропачинский.** Новые данные о березе *Betula microphylla* Bge., произрастающей в Туве. (С 3 рис.). (820). — **Б. Д. Гавриленко.** Варьирование окраски цветков *Iris paradoxa* Stev. (822).— **Л. Н. Грибанов.** О Хатун-Карагайском боре в Восточно-Казахстанской области. (С 4 рис.). (824).— **Р. А. Ротов.** Степная растительная группировка с участием *Opuntia stricta* Haw. (828). — **Н. Г. Москаленко.** Растительный покров окрестностей Норильска. (С 2 рис.). (829). — **Л. М. Носова.** Сохранившиеся участки степей Пензенской области. (С 4 рис.). (838). — **С. В. Викторов.** Геоботанические признаки линз пресных вод в гипсовых пустынях. (853). — **М. А. Альбицкая** и **О. Б. Мороз.** О видовом составе и количестве семян в почве искусственных ясеневых насаждений на Днепропетровщине. (856). — **А. М. Якшина.** Состояние подроста дуба под пологом леса в связи с балансом органического вещества. (С 4 рис.). (861). — **И. Т. Васильченко.** Продолжение дискуссии по эфедре *Ephedra* L. (867). — **Н. И. Рубцов** и **Е. А. Волк.** О естественном возобновлении ели *Picea abies* (L.) Karst. отводками. (С 1 рис.). (870). **О. Б. Моткалюк.** Влияние недостатка воды в почве в критический период на формирование женского гаметофита ячменя. (874).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 880

С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, В. В. Липатова. Виктор Борисович Сочава. К 60-летию со дня рождения. (С 1 портретом). (880).

БОТАНИЧЕСКИЕ КОНГРЕССЫ, КОНФЕРЕНЦИИ И СИМПОЗИУМЫ . . 895

П. Л. Горчаковский. Экскурсия в национальный заповедник Бен Лойерс. (С 4 рис.). (895).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 899

Н. В. Первухина. Заседание секции морфологии растений ВБО, посвященное памяти В. Г. Александрова. (899).